© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Wege der Mikroevolution und Artbildung bei Bienen (Apoidea, Hymenoptera): Populationsgenetische und empirische Aspekte

K. Mazzucco & R. Mazzucco

Abstract: Bees are haplodiploid organisms: haploid males develop from unfertilized eggs, diploid females from fertilized eggs. Under haplodiploidy, deleterious mutations are effectively purged by purifying selection on haploid males. Therefore, genetic load and inbreeding depression are low in bees, which allow them to exist in very small populations, and facilitate the colonization of new areas and habitats by single fertilized females. Exceptions caused by distinct modes of genetic sex-determination are discussed. Owing to the purifying selection and the higher rate of genetic drift in small populations, the genetic variation of bees is only one third of the variation of diploid insects. As a consequence, bees have less genetic adaptability to environmental change, for which they compensate by exhibiting higher learning ability and greater behavioural plasticity than many other insect taxa.

Most bee species need specific microclimatic conditions to perform the proper flight behaviour to provision their nests with larval food. Energy flow and metabolic rates in flight muscles of bees are among the highest ever measured in animal tissue. The temperature dependence of the enzymes which drive the flight muscle metabolism is therefore of critical importance for the functioning of the system. Mutations which change the thermal tolerance range of one of those enzymes might lead to changing habitat requirements, and parapatric or allochronous population divergence. The fact that bees choose their nesting site very carefully already hints at the critical role, temperature and humidity ranges play for bee development. Experiments show a remarkable dependence of learning ability and behaviour on developmental temperatures.

Evolutionary and ecological aspects of social behaviour, social and cleptoparasitism, and flower choice in bees are discussed. Possible paths of population divergence and speciation are pointed out. The reproduction rate of bees is closer to the rates of primates than to that of other insects. Compared to other insects, bees evolve only slowly.

Key words: Hymenoptera, bees, microevolution, haplodiploidy, arrhenotoky, thelytoky, sex determination, purifying selection, effective population size, genetic variation, inbreeding depression, colonization, adaptability, evolution rate, habitat choice, microclimate, flight physiology, thermoregulation, nesting site, development, social behaviour, social parasitism, cleptoparasitism, intraspecific parasitism, voltinism, food, larval provision, flower choice, pollen collecting behaviour, pollen requirements, competition, population structure, metapopulation, mobility, expansion, courtship behaviour.

Inhalt

1. Einleitung 618
2. Hymenopteren und ihr genetisches System 620
  2.1. Hymenopteren 620
  2.2. Das genetische System der Hymenopteren 621
    Männchen-Haploidie und Arrhenotokie 621
    Thelytokie 621
    Populationsgenetische und evolutionsbiologische Aspekte der Haplodiploidie 621
    Geschlechtsbestimmende Mechanismen bei Hymenopteren 623
    Inzuchtdepression und Polulationsgröße unter Haplodiploidie und CSD 624
    Genetische Vielfalt, Adaptationsfähigkeit und Evolutionsgeschwindigkeit bei Hymenopteren 625
    Wie wirkt sich die geringere genetische Vielfalt auf die Evolutionsgeschwindigkeit aus? 626
3. Die Lebensweise der Bienen: Ökologie, Populationsstruktur und Mobilität 627
  3.1. Ökologie 628
    3.1.1. Mikroklima 628
    Physiologische Thermoregulation. 631
    Verhalten im Dienst der Thermoregulation, thermophysiologische Aspekte diurnaler Rhythmen, des Voltinismus und der Habitatwahl 633

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 617-685

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

3.1.2 Nest: Nistplatzwahl, Entwicklung; Sozialverhalten; Brutparasitismus . . . 636
Nistplatzwahl . . . 636
Entwicklung . . . 637
Sozialverhalten . . . 641
Nestparasitismus . . . 646
3.1.3 Nahrung und Futter . . . 654
Pollenbedarf . . . 662
Konkurrenz um Pollen; Schwankungen im Pollenangebot . . . 664
Evolutionsbiologische Aspekte des Ressourcensammelns . . . 666
Die Beziehung zwischen Pflanzen und ihren Bienenbestäubern . . . 668
3.2. Populationsstruktur, Mobilität, Populationsdynamik und Paarungssysteme . . . 669
3.2.1. Populationsstruktur . . . 669
3.2.2. Mobilität . . . 670
3.2.3. Populationsdynamik . . . 672
3.2.4. Paarungssysteme . . . 672
4. Zusammenfassung . . . 674
5. Danksagung . . . 674
6. Literatur . . . 675

1. Einleitung

Die Evolutionsbiologie besteht aus zwei großen Forschungsbereichen: der Erforschung der Evolutionsgeschichte und der Aufklärung der Evolutionsmechanismen (FUTUYMA 1990).

Die Erforschung der Evolutionsgeschichte beschäftigt sich mit der Abbildung der Makroevolution vom Beginn des Lebens bis zur Jetztzeit. Merkmale geologisch datierbarer Fossilfunde und rezenter Taxa liefern das Material, das zur Erstellung von phylogenetischen Stammbäumen im weitesten Sinn und deren Einordnung in Zeittafeln führt. Waren früher die verwendeten Merkmale meist morphologischer Natur, so sind in den letzten zwei Jahrzehnten durch die Entwicklung hochspezifischer molekularbiologischer Analysemethoden Gene direkt analysier- und vergleichbar geworden und können damit über ausgefeilte Statistikprogramme phylogenetisch ausgewertet werden (RAMBOUT & BROMHAM 1998, RAMBAUT 2000, KISHINO et al. 2001, PARADIS 2006). Die Durchsequenzierung ganzer Genome verschiedener Pro- und Eukaryoten ermöglicht nun auch die Verwendung von Merkmalen der Genomorganisation für phylogenetische Untersuchungen (z. B. ZDOBNOV et al. 2005). Diese Einbeziehung molekularbiologisch gewonnener Merkmalssätze in die Evolutionsforschung hat zu einer Fülle neuer Ergebnisse und Ansichten über den Ablauf evolutiver Ereignisse geführt. Eine Datenbank, die die verfügbaren Datierungen des Divergierens von Taxa mit allen Literaturangaben enthält, ist über das Internet frei zugänglich (HEDGES et al. 2006).

Während durch Gen- oder Genomanalyse gewonnene Ergebnisse auf methodisch nicht einschlägig versierte Biologen manchmal eine geradezu suggestive Wirkung der Endgültigkeit auszuüben scheinen, werden sie unter Fachleuten oft durchaus kontroversiell diskutiert (z. B. GRAUR & MARTIN 2004, HEDGES & KUMAR 2004). Bei ihrer Bewertung ist zu berücksichtigen, dass die Richtigkeit vom Zutreffen einer Reihe von Annahmen und Festlegungen abhängt, die vor Beginn der Untersuchungen getätigt oder aus anderen Arbeiten mehr oder weniger kritisch übernommen worden sind. Einige methodische Fehlerquellen sind u.a. von WILLMANN (2003) zusammengestellt worden.

Weiters ist festzuhalten, dass Gen-Stammbäume nicht identisch mit den Stammbäumen von Arten, aus denen die verglichenen Gene stammen, sein müssen, woraus Fehler in der zeitlichen Einordnung, aber auch in der Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse resultieren können (NICHOLS 2001). Gewöhnlich wird den Arbeiten die Annahme zu Grunde gelegt, dass die molekulare Evolution in gleichmäßigem Tempo abläuft, sodass die Größe des Unterschieds zwischen Genen ein Maß für die Koaleszenz-Zeit darstellt (ZUCKERKANDL & PAULING 1965, DOOLITTLE et al. 1996). Diese „molecular clock"-Hypothese hat sich zwar im Großen und Ganzen bewährt, im einzelnen können aber signifikante Abweichungen davon auftreten (BROMHAM & PENNY 2003, ZDOBNOV et al. 2005, siehe auch BARRACLOUGH & NEE 2001). Die Evolutionsraten von Genen können nicht nur innerhalb eines Genoms unterschiedlich sein, sondern auch zwischen Taxa. Darüber hinaus findet etwa ein Fünftel des mit der Artbildung assoziierten Basenaustauschs der DNA, abweichend von der „molecular clock", gemessen an den langen evolutiven Zeitabläufen in punktartigen Schüben statt (PAGEL et al. 2006). Wenn auch neu entwickelte statistischer Methoden für die Bestimmung von Divergenzzeiten aus molekulargenetischen Analysen all das zu berücksichtigen versuchen („relaxed molecular clock"), sind doch viele

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Ergebnisse noch immer mit Unsicherheiten behaftet (THORNE & KISHINO 2005).

Wenn sich Taxa in ihren Evolutionsraten voneinander unterscheiden, scheinen dafür hauptsächlich Unterschiede in populationsgenetischen Aspekten (effektiven Populationsgrößen, Generationszeiten, Paarungssysteme etc) verantwortlich zu sein (ZDOBNOV et al. 2005). Insbesonders die Effizienz der Säuberung des Genoms von schwach schädlichen Mutationen („purifying selection") ist bei diploiden Organismen stark von der effektiven Populationsgröße abhängig. Da aber auch diese so wie andere Populationsmerkmale einem geschichtlichen Wandel unterliegt, kann sich theoretisch auch die Evolutionsrate in einer Linie ändern.

Evolution ist also ein Prozess, der sich auf der Ebene von Populationen abspielt (LYNCH 2006). Dieser Umstand verbindet den ersten, geschichtlichen Forschungsbereich der Evolutionsbiologie mit dem zweiten, der Aufklärung der Evolutionsmechanismen.

Unter Mikroevolution versteht man die Differenzierung von Populationen unter dem Einfluss von Drift, Mutation, Rekombination und Selektion. Der relative Anteil, den diese vier Faktoren an der Differenzierung haben, hängt u. a. von spezifischen populationsgenetisch wirksamen Merkmalen wie den Ploidieverhältnissen, dem Paarungssystem, der Generationszeit und –folge, dem Sozialverhalten, der Mobilität und anderen die effektive Populationsgröße beeinflussenden Faktoren ab. Als Artbildung bezeichnet man jene Vorgänge im Zuge der Differenzierung zweier Populationen, die zu einer faktischen (unter Sympatrie) oder potentiellen (unter Allopatrie) Reduktion des Genflusses auf ein relativ zu den Differenzierungskräften unerhebliches Ausmaß führen (siehe auch COYNE & ORR 2004). Der Aufbau von Barrieren gegen den Genfluss kann prä- oder/und postzygotisch erfolgen, beginnt meist allopatrisch, kann sympatrisch vervollständigt werden, unter bestimmten Voraussetzungen aber auch vollständig para- oder sympatrisch ablaufen (COYNE & ORR 2004, VIA 2001, TURELLI et al. 2001, DIECKMANN et al. 2004). Er kann weiters im Verlauf der Differenzierung früher oder später einsetzen sowie rascher oder langsamer vonstatten gehen.

Taxonomen und Systematiker vermitteln manchmal den Eindruck zu glauben, dass Evolution ein rein historisches Phänomen sei oder zumindest so langsam ablaufe, dass sie für überschaubare Zeiträume keine Relevanz habe. Tatsächlich laufen evolutive Vorgänge ständig und vor unseren Augen ab und viele Aspekte können an lebenden Populationen im Freiland studiert werden. VIA (2002) stellt treffend fest: „The process of speciation ... can be studied „in action" through the analysis of causes of reproductive isolation in contemporary populations of taxa that are close to the species boundary" (siehe auch TAUTZ 2004).

Bienen sind relativ groß, robust und wegen ihrer Tagaktivität und Abhängigkeit von Blüten leicht zu finden und zu erbeuten. Die europäische Apidenfauna ist mehr als 150 Jahre lang von Spezialisten in allen Teilen des Kontinents so gut bearbeitet worden, dass man die Klärung der meisten systematischen Fragen erwarten hätte können. Dennoch gibt es selbst in Mitteleuropa eine ganze Reihe von manchmal sogar häufigen Taxa aus verschiedenen Gattungen (*Andrena*, *Lasioglossum*, *Nomada*, *Hylaeus*, *Colletes* u.a.), die der Via'schen Anforderung „close to the species boundary" entsprechen, deren Status mit klassischen morphologischen Methoden kaum endgültig entschieden werden kann und dementsprechend von verschiedenen Autoren, oft in apodiktischer Form und ohne wirklich schlüssige Begründung, unterschiedlich interpretiert worden ist. Entweder ist ihre morphologische Trennung nur teilweise oder nur in manchen Gebieten möglich (z. B. *Lasioglossum sexstrigatum/sabulosum* – EBMER 1988) oder es besteht Unklarheit darüber, ob eine bivoltine Art vorliegt oder es sich um zwei Zwillings-Arten handelt, die zu verschiedenen Jahreszeiten fliegen (z. B. GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002 für einige *Andrena*-Arten). Anders als bei vielen Insektengruppen aus anderen Ordnungen können nächstverwandte Bienenarten mit wenigen Ausnahmen (z. B. *Halictus* s.l. – EBMER 1969) genitalmorphologisch schlecht differenziert werden. Biochemische und molekularbiologische Untersuchungen liefern zwar neue Einsichten (z. B. PACKER et al. 1992, BLANCHETOT & PACKER 1992), sind aber bis jetzt nur in wenigen Problemfällen durchgeführt worden. Durch diese Methodik wurden darüber hinaus auch bislang unbeschriebene kryptische Arten, die morphologisch so gut wie gar nicht unterschieden werden können, entdeckt (PACKER et al. 1999). PACKER & TAYLOR 1997 schätzen die Zahl der solcherart unentdeckten Arten sogar auf 50 % der bekannten Spezies.

Manchmal sind Verbreitungsareale morphologisch gut trennbarer Formen so klein und untypisch situiert, dass das Vorliegen von guten Arten nicht für möglich gehalten wird (z. B. *Andrena danuvia* – PITTIONI & STOECKHERT 1950 vs. BLÜTHGEN 1961, WARNCKE 1967). Auch neue Arten werden aus Mitteleuropa noch immer beschrieben. Diese haben entweder ebenfalls sehr kleine Verbreitungsareale oder treten so vereinzelt auf, dass sie bis jetzt übersehen worden sind (*Nomada alpigena* – SCHWARZ et. al. 1999; *Lasioglossum pleurospeculum* – HERRMANN 2001; *Osmia steinmanni* – MÜLLER 2002; *Osmia mazzuccoi* – SCHWARZ et al. 2005).

Viele dieser Fälle entsprechen der Via'schen Anforderung, „close to the species boundary" zu sein, sodass

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

durch deren Studium wertvolles Material zu Fragen der Mikroevolution von Bienen gewonnen werden kann.

2. Hymenopteren und ihr genetisches System

2.1. Hymenopteren

Über 45 % aller bekannten lebenden Tier-Arten gehören zu den holometabolen Insekten (HAMMOND 1992), 97,5 % davon sind auf vier große Ordnungen, nämlich die Käfer (Coleoptera), Schmetterlinge (Lepidoptera), Fliegen/Mücken (Diptera) und Bienen/Wespen/ Ameisen (Hymenoptera) verteilt. Die phylogenetisch älteste und damit Schwester-Gruppe zu den drei anderen dürften die Hymenopteren sein (SAVARD et al. 2006, ZDOBNOV & BORK 2006).

Mit ihren ca. 135.000 beschriebenen Arten (geschätzt nach DATHE 2003) entsprechen sie in der Artenzahl etwa den Dipteren und den Lepidopteren. Nur die Coleopteren sind fast dreimal so artenreich. Man schätzt, dass höchstens die Hälfte der Hymenopteren-Arten auf der Erde bereits beschrieben ist (GASTON 1993).

In der Individuenzahl und Biomasse übertreffen die Hautflügler die anderen drei holometabolen Insektenordnungen jedoch deutlich, besonders in wärmeren Klimazonen. In tropischen Regenwäldern Amazoniens ist die Biomasse der Hymenopteren so groß wie die aller anderen Insekten zusammen (FITTKAU & KLINGE 1973), die der Ameisen allein beträgt das Vierfache der Biomasse aller Vertebraten zu Land und zu Wasser (WILSON 1990).

Grund für diese quantitative Dominanz ist eine Tendenz zur eusozialen Lebensweise innerhalb der Ordnung der Hautflügler. Eusoziale Gemeinschaften sind gekennzeichnet durch kooperative Brutfürsorge, Arbeitsteilung in eine reproduzierende und eine meist sterile, in der Aufzucht der Brut tätige Kaste und Generationenüberlappung in der Weise, dass Nachkommen den Eltern assistieren (WILSON 1973). Eusozialität ist im Verlauf der Phylogenese der Hautflügler mindestens elfmal, wahrscheinlich aber öfter unabhängig voneinander entstanden (HÖLLDOBLER & WILSON 1990), kommt jedoch bei anderen Insektenordnungen mit Ausnahme der Termiten nur ganz vereinzelt (bei Thripsen, Blattläusen und einer Käferart) und in geringer Ausprägung vor (CROZIER & PAMILO 1996). Dies hat zu verschiedenen Überlegungen über eine Prädisposition des genetischen Systems der Hymenopteren für die Evolution von Eusozialität geführt (HAMILTON 1964, LINKSVAYER & WADE 2005). Die höchst evoluierten Formen der Eusozialität, die „Staaten" der Ameisen, der Honigbiene (und der Termiten), haben mit ihren komplexen Kommunikations- und Kooperationssystemen seit jeher den forschenden Menschen in einem für Insekten ungewöhnlichen Ausmaß fasziniert. Diesem Umstand ist es wohl zu verdanken, dass in den letzten Jahren bedeutende Mittel der Erforschung des Honigbienen-Genoms zugeflossen sind und zu dessen nahezu völliger Durchsequenzierung und damit zu einem ganz großen Sprung in der Hymenopteren-Forschung geführt haben (THE HONEYBEE GENOME SEQUENCING CONSORTIUM 2006).

Der Erwerb von Eusozialität steigert erheblich die Konkurrenzfähigkeit bei der Kompetition um Ressourcen, die Fähigkeit zur Abwehr von Brutparasiten und die Potenz zur Schaffung genau definierter Umweltbedingungen für die Aufzucht des Nachwuchses. Die effektive Populationsgröße wird durch Eusozialität nicht erhöht, weil nur wenige Individuen eines Sozialverbandes an der Weitergabe von Genen an die nächste Generation beteiligt sind. Die effektive Populationsgröße hängt u. a. von der Zahl der Individuen ab, die ihre Gene an die fortpflanzungsfähigen Nachkommen weitergeben und hat große Bedeutung für die evolutiven Möglichkeiten einer Population.

Die stark gesteigerte Fähigkeit zur Ausbeutung von Ressourcen durch Eusozialität hat dazu geführt, dass der Mensch die Honigbiene als Nutztier verwenden kann. Ähnlich erfolgreich wie die Honigbiene bei der Ausbeutung von Nektar- und Pollenangeboten sind Ameisen bei der Verwertung Protein-haltiger Ressourcen. Sie sind daher bei weitem die wichtigsten Prädatoren von Arthropoden und anderen Tieren geeigneter Größe in Ökosystemen gemäßigter und warmer Klimazonen und bewerkstelligen zusammen mit den parasitoiden Wespen eine effektive Regulation pflanzenfressender Insekten.

Die Hymenopteren spielen aber nicht nur wegen ihrer Quantität eine Schlüsselrolle bei der Gestaltung und Strukturierung terrestrischer Ökosysteme. Einige ihrer Taxa sind auch Partner in wichtigen Pflanzen-Insekten-Mutualismen (BRONSTEIN et al. 2006, ADDICOTT et al. 1990), ohne deren Existenz das Pflanzenkleid der Erde heute vermutlich anders aussehen würde. Man denke nur an die erdgeschichtlich annähernd gleichzeitige Diversifikation von Blütenpflanzen und ihren wichtigsten Bestäubern, den Bienen (SOLTIS et al. 2005, DANFORTH et al. 2006). Gemessen an ihrer Auswirkung auf terrestrische Ökosysteme gemäßigter und warmer Klimazonen sind die Hymenopteren daher eine der erfolgreichsten Tiergruppen überhaupt.

2.2. Das genetische System der Hymenopteren

Hymenopteren haben als einzige der vier großen holometabolen Insektenordnungen einen haplodiploiden Reproduktionsmodus. Das bedeutet, dass im Normalfall die Männchen haploid, die Weibchen diploid sind. Bei

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Käfern, Schmetterlingen und Fliegen hingegen sind beide Geschlechter diploid.

Männchen-Haploidie und Arrhenotokie

Männchen-Haploidie tritt bei etwa 20% aller bekannten tierischen Organismen auf (BULL 1983, CROZIER & PAMILO 1996). Wenn die haploiden Männchen wie bei den Hautflüglern aus nicht fertilisierten Eiern, also parthenogenetisch, entstehen, und die Weibchen aus fertilisierten, spricht man von Arrhenotokie. Entdeckt wurde dieser genetische Modus an Honigbienen, und zwar erstmals bereits 1845 von einem schlesischen Pfarrer namens Johann Dzierzon, Jahrzehnte bevor in anderen Tiergruppen Geschlechtschromosomen festgestellt wurden (PAGE et al. 2002). Neben den Hymenopteren findet man arrhenotoke Haplodiploidie auch bei monogononten Rädertierchen, Nematoden, Thripsen, vielen verschiedenen Milben, Schildläusen (Margarodidae und Coccidae), Mottenschildläusen (Aleyrodidae) und einigen Käfern aus den Familien Scolytidae und Micromalthidae (MABLE & OTTO 1998).

Arrhenotokie bietet den Vorteil, dass das Geschlecht eines Eies vom legenden Weibchen bestimmt werden kann. Wird von diesem vor der Eiablage die Spermathek zum Ovidukt hin „willentlich" geöffnet, so dass Spermien hindurchtreten können, entsteht ein weibliches Ei, bleibt sie geschlossen, ein männliches. Wegen des physiologischen Vorganges der Valven-Öffnung nimmt die Ablage eines weiblichen Eies längere Zeit in Anspruch als die eines männlichen (GERBER & KLOSTERMEYER 1970). Die Fähigkeit der Hymenopteren-Weibchen, das Geschlecht eines zu legenden Eies zu bestimmen, ermöglicht die zeitliche Staffelung der Produktion von Arbeiterinnen und Geschlechtstieren in eusozialen Gesellschaften (WILSON 1971), aber auch – bei Vorliegen eines Sexualdimorphismus in der Größe – die Abstimmung von Eigeschlecht und zur Verfügung stehender Futtermenge für das Aufwachsen der Larve. Bestimmte parasitoide Wespen bestimmen das Geschlecht des zu legenden Eies nach der Größe des vorgefundenen potentiellen Wirtes (CHARNOV 1982).

Thelytokie

Bei rund 2300 Arten von Hautflüglern ist Thelytokie als Reproduktionsmodus festgestellt worden. Thelytoke Arten bestehen aus Weibchen, die parthenogenetisch Töchter produzieren. Es sind mehrere cytologische Mechanismen bekannt, die von Arrhenotokie zu Thelytokie führen. Thelytokie wurde in abnehmender Häufigkeit bei Cynipoidea, Chalcidoidea, Tenthredoidea, Ichneumonoidea und ganz selten bei Vespoidea, Proctotrupoidea, Bethyloidea und Apoidea gefunden (van WILGENBURG et al. 2006). Unter den Bienen ist das Beispiel der Kap-Honigbiene (*Apis mellifera capensis*) am besten bekannt, bei der Arbeiterinnen parthenogenetisch Königinnen-Eier legen und damit sozial parasitieren können (ONIONS 1912, TUCKER 1958, LATTORFF et al. 2005). Daly vermutet Thelytokie auch bei den Keulhornbienen *Ceratina dallatorreana* und *C. acantha* (DALY 1973, 1983), weil bei diesen Arten keine Männchen gefunden werden. Bei vielen Cynipoidea wechseln einander thelytoke und arrhenotoke Generationen ab (CROZIER 1975). Als Auslöser der Umwandlung vom arrhenotoken zum thelytoken Reproduktionsmodus wurden bei verschiedenen Chalcidoidea, Cynipoidea und Ichneumonoidea *Wolbachia*-Bakterien festgestellt (STOUTHAMER et al. 1999, van WILGENBURG et al. 2006). In manchen dieser Fälle gelingt deshalb mittels Antibiotika eine Rückwandlung zur Arrhenotokie (STOUTHAMER et al. 1990, PANNEBAKKER et al. 2005).

Populationsgenetische und evolutionsbiologische Aspekte der Haplodiploidie

Unter Idealbedingungen werden in einer Population von Diplodiploiden 4 Gensätze mal der Zahl der an der Fortpflanzung beteiligte Individuen an die nächste Generation übertragen, bei Haplodiploiden sind es nur 3. Dementsprechend beträgt die populationsgenetisch so wichtige effektive Populationsgröße von Haplodiploiden nur ¾ der einer gleich individuenstarken Population von Diplodiploiden. Das hat Auswirkungen auf Zufallsverlust und Zufallsfixierung von Allelen (Gendrift), die mit sinkender effektiver Populationsgröße ansteigen. In gleichem Ausmaß sinken die genetische Vielfalt in der Population und damit die Anpassungsfähigkeit an Umweltveränderungen.

Ein zweiter wichtiger Unterschied zwischen den beiden genetischen Systemen liegt im Schicksal von Mutationen. Bei vergleichbarer Zensus-Populationsgröße, gleichem Geschlechterverhältnis und gleicher Mutationsrate treten bei Haplodiploiden pro Generation und Basenpaar wegen der geringeren Zahl der Genkopien weniger populationsgenetisch wirksame neue Mutationen auf als bei Diplodiploiden und zwar im Verhältnis der effektiven Populationsgrößen (WERREN 1993). Mutationen können letal, schädlich, neutral oder vorteilhaft für die Fitness des Trägers sein. Vorteilhafte Mutationen treten am seltensten auf. Neutrale Mutationen unterliegen abgesehen von Fällen der Koppelung oder einer Bedeutung für die Genomarchitektur nur der Drift (siehe oben), nicht aber der Selektion. Letale und schädliche Allele sind meistens rezessiv, also im heterozygoten Zustand maskiert. Sie bilden die genetische Bürde, die bei kleinen Populationen oder unter Inzucht zu den Erscheinungen der Inzuchtdepression führt. Andererseits tragen sie zur genetischen Vielfalt in einer Population bei. Da ein unter bestimmten Umweltbedingungen schädliches Allel sich bei Änderung dieser Bedingungen zu einem vorteilhaften wandeln oder

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

sich ein Vorteil nach einer weiteren Mutation ergeben kann, ist eine genetische Bürde wie auch neutraler „genetischer Müll" gleichzeitig eine evolutionsbiologische Chance (LYNCH 2006).

Da die Männchen der Haplodiploiden hemizygot sind, daher bei ihnen keine Maskierung mutanter Allele möglich ist, unterscheiden sich haplodiploide von den verbreiteten und ausführlich studierten rein diploiden Systemen bezüglich der Änderung der Allelhäufigkeiten unter Selektionsdruck ganz wesentlich. Nachteilige Allele werden rascher und ohne wesentliche Beeinträchtigung der Reproduktionsrate aus der Population entfernt, die Fixierung vorteilhafter Allele wird befördert. Haplodiploidie ist daher weniger empfindlich gegenüber Inzuchtdepression.

Wir wollen diese spezifischen Unterschiede an einem simplen Modell deutlich machen, und zwar betrachten wir eine Population, in der an einem bestimmten Genlokus zwei Allele + und – vorkommen. Das Allel – sei der Extremfall eines nachteiligen Allels, nämlich eine rezessive, letale Mutation, sodass also der Genotyp –/– (bzw. – im Fall haploider Männchen) sofort versterbe, ohne sich weiter an der Fortpflanzung zu beteiligen, während die Fitness der Genotypen +/+ und +/– jeweils gleich sei. Weiters nehmen wir nichtüberlappende Generationen und zufällige Verpaarung der Individuen an und interessieren uns nun für die Teilpopulation der fortpflanzungsfähigen Weibchen, die wir von Generation zu Generation verfolgen wollen. Geringfügige Fluktuationen in der Zahl der Männchen beeinträchtigen den Fortpflanzungserfolg der Gesamtpopulation im Fall der bei Hautflüglern üblichen Polygynie nicht wesentlich und können daher hier vernachlässigt werden. Die relative Häufigkeit der Allele + und – in dieser Teilpopulation seien mit q und p bezeichnet. (Es gilt natürlich $q = 1 - p$.) Die relative Häufigkeit von – in der Ausgangspopulation sei p_0.

In einer rein diploiden Art findet man unter diesen Bedingungen ein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zwischen den möglichen Genotypen: die Häufigkeiten der Typen +/+ : +/– : –/– verhalten sich wie $q^2 : 2pq : p^2$. In jeder Generation fallen nun die Homozygoten –/– für weitere Fortpflanzung aus, was die Häufigkeit des Allels – von Generation zu Generation reduziert. Sei p' die relative Häufigkeit in der Folgegeneration, dann ergibt sich $p' = 2pq / 2(q^2 + 2pq)$, was sich leicht umformen lässt auf den einfacheren Ausdruck $p' = p / (1 + p)$.

Anders in einer haplodiploiden Art. Wenn die Allele + und – in den Gameten der Weibchen mit den relativen Häufigkeiten q und p vorkommen, so enthalten die Gameten der haploiden Männchen immer das Allel +, da der haploide Genotyp – ja per Voraussetzung nicht lebens- und daher auch nicht fortpflanzungsfähig ist. Daher treten bei den diploiden Weibchen nur die voll fortpflanzungsfähigen Genotypen +/+ und +/– auf, eben mit den relativen Häufigkeiten q und p. Davon können nur die Heterozygoten das Allel – weitergeben, und zwar mit einer Wahrscheinlichkeit ½. Es ist daher $p' = p/2$; in jeder Generation reduziert sich die relative Häufigkeit des Allels – um die Hälfte.

Für die Allelhäufigkeiten in aufeinanderfolgenden Generationen im haplodiploiden Fall ergibt sich also die Folge p_0, $p_0/2$, $p_0/4$, $p_0/8$, ... usw. Im diploiden Fall hängt diese Folge von der Ausgangshäufigkeit p_0 ab und erfolgt umso rascher, je größer diese ist. Im Grenzfall $p_0 \to 0$ bleibt p von Generation zu Generation nahezu konstant, im Grenzfall $p_0 \to 1$ ergibt sich in der ersten Generation ein Abfall der Häufigkeit um nahezu die Hälfte (wie im haplodiploiden Fall), in der zweiten auf nahezu ein Drittel der Ausgangshäufigkeit, in der dritten auf fast ein Viertel usw. Die Grenzwertfolge p_0, $p_0/2$, $p_0/3$, $p_0/4$, ... usw. beschränkt die möglichen Abfälle der Allelhäufigkeit im diploiden Fall, kann aber praktisch nicht erreicht werden, da im Fall $p_0 = 1$ ja keine überlebensfähigen Individuen mehr existieren. Diese Zusammenhänge sind in Abb. 1 graphisch dargestellt.

Wir halten fest: Der normale Abfall der Häufigkeit eines rezessiv letalen Allels im haplodiploiden Fall erfolgt deutlich rascher als im diploiden Fall auch nur theoretisch möglich ist. Dabei erfolgt das Ausscheiden dieses Allels aus dem Genpool nur über haploide Männchen, deren Ausfall durch die verbleibenden Männchen in hohem Maß kompensiert werden kann, sodass der Reproduktionserfolg der Population darunter nicht wesentlich leidet, während im diploiden Fall immer zur Hälfte auch Weibchen betroffen werden, der Reproduktionserfolg der Population dadurch also grundsätzlich verringert wird. In jeder Generation ist, gemessen an der Zahl der Nachkommen, die haplodiploide Population erfolgreicher als die rein diploide, und zwar um einen Faktor $(1 - p^2)^{-1}$, der im Fall, dass p deutlich größer als Null ist, sehr nennenswert werden kann (Abb. 2).

Diese Erkenntnisse bleiben qualitativ richtig, wenn das nachteilige Allel nicht letal rezessiv ist, sondern nur die Fitness seiner Träger verringert, z. B. schwach schädlich oder auch partiell rezessiv ist; allerdings werden die Formeln, die dann die relative Fitness der Genotypen enthalten müssen, komplexer.

Über dieses vereinfachende Modell hinausgehende Betrachtungen der Thematik finden sich u.a. bei WERREN (1993), HARTL (1972), LANDE & BARRACLOUGH (1987) und HEDRICK (2000).

Die bisherigen Betrachtungen beziehen sich auf Gene, die in beiden Geschlechtern exprimiert werden. Vie-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

le Gene sind in ihrer Funktion jedoch Sex-limitiert. Man denke z. B. an Bienen, bei denen die Geschlechter morphologisch (und auch im Verhalten) oft so verschieden sind, dass sie nicht ohne weiteres als zu einer Art zugehörig identifiziert werden können, eine Folge der Brutvor- oder -fürsorge, die ausschließlich den Weibchen obliegt. Für diese Weibchen-limitierten Merkmale gelten zwar die obigen Ableitungen nicht, nach WERREN (1993) ist aber die Belastung mit schädlichen Mutationen wegen deren geringerer Zahl pro Generation bei Haplodiploiden ebenfalls deutlich niedriger als bei Diploiden. Außerdem führt ein Leben in kleineren Populationen, das durch effiziente Reinigung („purging") des Genoms von schädlichen Mutationen im männlichen Geschlecht möglich ist, natürlich auch zu häufigerem homozygoten Auftreten Weibchen-limitierter schädlicher Merkmale und damit besseren Selektionsmöglichkeiten gegenüber diesen. Eine damit vergleichbare „Inzuchtgeschichte" mit längerem „purging" macht auch diploide Insekten (*Drosophila*!) resistenter gegenüber Inzuchtdepression in plötzlich auftretenden „bottleneck"-Situationen (SWINDELL & BOUZAT 2006a, 2006b).

Sind Genloci gekoppelt, d. h. liegen sie auf einem Chromosom, dann können sie einander in ihrem Verhalten gegenüber Selektion beeinflussen. Liegt z. B. ein schwach schädliches Allel auf einem Chromosom, das ein stark positiv selektiertes Allel auf einem anderen Genort aufweist, so wird es durch die positive Selektion „mitgeschleppt" (genetic hitchhiking, MAYNARD-SMITH & HAIGH 1974). Besonders in kleinen Populationen kann es auf diese Weise zur Fixierung und Anhäufung schädlicher Mutationen kommen (LYNCH et al. 1995). Solchen Hill-Robertson-Interferenzen (HILL & ROBERTSON 1966) wirkt die meiotische Rekombination entgegen, weil sie ungünstige (allerdings auch günstige) Koppelungen auseinanderbrechen kann und damit schädliche Mutationen wieder der Selektion aussetzt. Es wird deshalb auch vermutet, dass die Rekombinationshäufigkeit über modifier-Gene als Antwort auf das Vorliegen von Hill-Robertson-Interferenzen einer indirekten Selektion unterliegt (ROZE & BARTON 2006). Die Haplodiploidie wäre im Hinblick darauf ein ungünstiges System, weil erstens die effektive Populationsgröße bei gleicher Zensusgröße kleiner als bei Diploiden ist, zweitens aber, weil nur die weiblichen Gameten eine Meiose durchlaufen, die männlichen aber nicht, sodass die Rekombinationsmöglichkeit gegenüber Diploiden halbiert ist. Es ist deshalb interessant, dass das Genom der Honigbiene eine zehnmal höhere Rekombinationsrate als andere bisher analysierte höhere Eukaryoten aufweist (BEYE et al. 2006). Diese hohe Rate ist genomweit verteilt und macht die genannten Nachteile der Haplodiploidie bei weitem wett. Es muss allerdings angefügt werden, dass bei der Erdhummel (*Bombus terrestris*) keine erhöhten Rekombinationswerte gefunden wurden (GADAU et al. 2001), so dass zur Beurteilung der Relevanz des Honigbienen-Befundes für Hymenopteren allgemein weitere vergleichende Untersuchungen abgewartet werden müssen.

Die vorher im Text verwendeten Bezeichnungen „letale", „schädliche" und „vorteilhafte" Mutation beziehen sich überwiegend auf sogenannte qualitative Merkmale des Organismus, das sind Merkmale, die von einem einzigen Gen oder ganz wenigen Genen gesteuert werden und daher gegen Mutationen vergleichsweise anfällig sind. Diese sind es auch, die beim Auftreten einer Inzuchtdepression eine Rolle spielen. Quantitative (polygene) Merkmale hingegen sind ziemlich resistent gegenüber Inzucht (WERREN 1993) und können deshalb hier vernachlässigt werden.

Umweltrelevante Mutationen sind nur gegenüber einer definierten Umwelt schädlich oder vorteilhaft. Die Beziehung zwischen Umwelt und Organismus kann grundsätzlich auch von seiten des Organismus durch Aufsuchen einer passenden neuen Umwelt verändert werden, soferne er über ausreichende Mobilität und entsprechende populationsgenetische Voraussetzungen verfügt, „bottleneck"-Situationen durchzustehen. Nach den bisherigen Betrachtungen scheint das haplodiploide System diese Voraussetzungen wegen seiner Resistenz gegen Inzuchtdepression und der Möglichkeit, vorteilhafte Mutationen schneller zu fixieren, zu besitzen.

Geschlechtsbestimmende Mechanismen bei Hymenopteren

Arrhenotokie ist ein Vererbungsmodus, jedoch noch kein geschlechtsbestimmender Mechanismus, obwohl aus nicht fertilisierten Eiern (fast) immer haploide Männchen entstehen. Dass dies nicht grundsätzlich so sein muss, zeigen Untersuchungen von BEUKEBOOM et al. (2007): Ihnen gelang durch gezielte Weiterzucht einer gynandromorphen Linie von *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae, Chalcidoidea) die Erzeugung von haploiden Weibchen, die allerdings nicht voll fertil waren.

Damit die genetische Kaskade zur Entwicklung eines bestimmten Geschlechts eingeschaltet wird, bedarf es eines Primärsignals. Diese Primärsignale weisen eine überraschende Variabilität quer durch die Eukaryoten, oft auch innerhalb von Insektenordnungen, auf, während die weiteren Entwicklungswege stärker einander angenähert, also evolutionsbiologisch konservierter sind. WILKINS (1995) stellte deshalb die These auf, dass die ancestralsten Gene am Schluss der Kaskade wirken und während der Evolution neue regulatorische Elemente jeweils an deren Beginn hinzugefügt werden (zitiert nach BEYE et al. 2003).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Primärsignale sitzen oft auf Sex-Chromosomen, wo sie entweder durch deren Mengenverhältnis zu den Autosomen oder über bestimmte Geschlechtschromosomgebundene Faktoren wirken. Hymenopteren-Männchen haben jedoch keine Väter. Deshalb ist eine Steuerung der Geschlechtsentwicklung bei Hautflüglern über Sex-Chromosomen wie bei den meisten anderen Insekten und vielen Eukaryoten nicht möglich. Das am längsten bekannte (WHITING 1943), am weitesten verbreitete (COOK & CROZIER 1995) und am besten erforschte (BEYE et al. 2003) Primärsignal-System bei Hymenopteren ist die komplementäre Geschlechtsbestimmung (CSD). Sie beruht darauf, dass ein Sex-Gen (complementary sex determiner, *csd*) im heterozygoten Zustand die Entwicklung zum Weibchen steuert, im homo- oder hemizygoten jedoch nicht. In diesen Fällen, aber auch, wenn das Gen molekularbiologisch außer Funktion gesetzt wird, entstehen Männchen, zu deren Entwicklung daher kein spezielles Signal notwendig ist (BEYE et al. 2003). Die bei Homozygotie des Sexlokus entstehenden diploiden Männchen sind entweder nicht lebensfähig oder steril oder produzieren diploide Gameten, die nach Verpaarung zu triploiden, sterilen Nachkommen führen. Da sie sich anstatt der vom legenden Weibchen intendierten weiblichen Nachkommen entwickeln, reduzieren sie die Fitness der Population (COOK & CROZIER 1995). Jede Kombination von verschiedenen Allelen am Sexlokus führt gleichermaßen zu Weibchen, daher besteht ein Selektionsdruck zur Erzeugung möglichst vieler Allele in möglichst gleicher Häufigkeit, ein gutes Beispiel für balancierende Selektion. Tatsächlich lässt sich positive Selektion in einigen Bereichen der *csd*-Allele der Honigbiene über die McDonald-Kreitman-Methode (MCDONALD & KREITMAN 1991) deutlich nachweisen (HASSELMANN & BEYE 2004). Die Zahl der Allele in einer großen Hymenopteren-Population mit single locus-CSD beträgt zwischen 9 und 20 (COOK & CROZIER 1995), möglicherweise bis 86 (van WILGENBURG et al. 2006). Diploide Männchen treten auf, wenn ein Weibchen sich mit einem Männchen paart, dessen *sl-csd* Allel mit einem der beiden Weibchen-Allele ident ist („matched mating"). In diesem Fall sind 50 % der diploiden Nachkommen des Weibchens Männchen. Die Zahl der produzierten diploiden Männchen in einer Population steigt mit Verringerung der effektiven Populationsgröße und besonders unter Inzucht.

CSD wurde bis jetzt bei fast 70 Hymenopteren-Arten von den Symphyten bis zu den Aculeaten nachgewiesen, sie fehlt nur bei den Gall- und Erzwespen. Bei den Braconiden kommt sie neben anderen Formen der Geschlechtsbestimmung vor, manchmal sogar innerhalb einer Gattung (*Cotesia*, van WILGENBURG et al. 2006). Wegen ihrer weiten Verbreitung quer durch die Hymenopteren wird sie von den meisten Autoren als die für Hautflügler ancestrale Form der Geschlechtsbestimmung angesehen (z. B. CROZIER & PAMILO 1996). Über die Wirkweise anderer Formen der Geschlechtsdetermination bei Hymenopteren gibt es Hinweise und Vermutungen, aber noch wenig Gesichertes (z. B TRENT et al. 2006). Die erratische Verteilung verschiedener Formen von Primärsignalen bei den Braconiden weist auf evolutionäre Labilität hin (WU et al. 2005).

Inzuchtdepression und Polulationsgröße unter Haplodiploidie und CSD

Haplodiploidie kann nach dem oben Gesagten als ein genetisches System charakterisiert werden, das wegen der größeren Resistenz gegen Inzuchtdepression die Existenz kleinerer Populationen mit höherem Inzuchtgrad als das diplodiploide System ermöglicht, damit aber auch eine bessere Ausnutzung stark fragmentierter und kleiner Lebensräume erlaubt und unter bestimmten Umständen sogar Kolonisierungen, founder events und Ausbreitungen über unbewohnbare Gebiete durch einzelne verpaarte Weibchen erleichtert. Die komplementäre Geschlechtsbestimmung, besonders die sl-CSD, wirkt diesen Vorzügen jedoch diametral entgegen, da sie mit einer deutlichen Inzuchtdepression verbunden ist. Die genetische Bürde, die durch sl-CSD entsteht, ist signifikant höher als die, die durch schädliche Mutationen zustande kommt. UNRUH & MESSING (1993) bezeichnen daher sl-CSD als „clearly maladapted to an inbreeding lifestyle".

Diese scheinbar widersprüchlichen Eigenschaften der sl-CSD zum haplodiploiden genetischen System haben Bearbeitern immer wieder intellektuelle Probleme bereitet. WERREN (1993) weist darauf hin, dass auffallend viele haplodiploide Lebewesen (neben Hymenopteren auch Milben, Oxyuren und Xyleboriden) einen Inzucht-Lebensstil besitzen, leitet theoretisch ab, warum der Übergang von Auszucht zu Inzucht bei Haplodiploiden leichter möglich ist als bei Diplodiploiden, stellt aber dann fest, dass konträr zu den anderen haplodiploiden Spezies solche Arten, die eine sl-CSD besitzen, große Schwierigkeiten haben würden, Nischen zu besetzen, die Inzucht erfordern. Weil aber trotzdem viele Arten tatsächlich inzüchten, sei entweder die sl-CSD „evolutionary labil" oder nur auf bestimmte Taxa der Hymenopteren beschränkt. Van WILGENBURG et al. (2006) stellen schon im Titel ihrer Arbeit über sl-CSD die Frage, ob diese „an unintelligent design" sei.

Entgegen theoretischer Erwägungen lassen Feldbeobachtungen vermuten, dass manche Hautflügler mit sl-CSD über längere Zeit in sehr kleinen Populationen existieren können und/oder offenbar auch Inzucht nicht vermeiden. Es müssen bei diesen Arten Mechanismen

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

existieren, die die Nachteile der sl-CSD für einen solchen Lebensstil verringern oder ausschalten. Genauer untersucht wurde in dieser Hinsicht die solitäre Faltenwespe *Euodynerus foraminatus*, eine von mehreren Arten mit ähnlichem Lebensstil. Die Wespe weist sl-CSD auf (STAHLHUT & COWAN 2004) und hat eine hohe Inzuchtrate. Die dabei nach der Theorie entstehenden diploiden Männchen sind jedoch fertil, produzieren haploide Gameten und erzeugen daher diploide, voll fertile biparentale Weibchen (COWAN & STAHLHUT 2004). Allerdings bleibt als Nachteil, dass das Weibchen die Kontrolle über das Geschlecht der gelegten Eier verliert und mehr Männchen zu Ungunsten von Weibchen produziert werden.

PAXTON et al. (2000) untersuchten Inzuchtrate und Produktion diploider Männchen bei der kommunalen Biene *Andrena carantonica*, einer Art mit CSD, und fanden eine große Diskrepanz zwischen der Inzuchtrate (44 % Bruder-Schwester-Paarungen) und der Anzahl diploider Männchen, die für den Fall, dass sl-CSD vorläge, viel zu gering war. Van WILGENBURG et al. (2006) diskutieren eine Reihe von Möglichkeiten, die solche Befunde erklären könnten, darunter multi-locus CSD und selektive Fertilisation. Diese und andere Autoren warnen auf Grund des derzeitigen beschränkten Kenntnisstandes über Ausformung, Auswirkung und Verbreitung der Primärsignale für die Geschlechtsentwicklung bei Hymenopteren vor voreiligen Schlussfolgerungen und Verallgemeinerungen im Zusammenhang mit diesem Thema (z. B. in ZAYED & PACKER 2005, ZAYED et al. 2004).

Das tatsächliche Ausmaß von Inzuchtdepression bei Haplodiploiden wurde experimentell besonders an mehreren leicht zu züchtenden parasitoiden Wespenarten untersucht. Die Ergebnisse bestätigen die theoretischen Voraussagen über im Mittel deutlich geringere Inzuchtdepression als bei Diploiden, ergaben jedoch auch eine große Schwankungsbreite, d.h. adaptive Veränderlichkeit zwischen den Arten in Abhängigkeit von deren Lebensstil (ANTOLIN 1999, HENTER 2003).

Inzuchtversuche mit Erdhummel (*Bombus terrestris*) ergaben unterschiedliche Inzuchtdepression in Abhängigkeit von der Familie, aus der die Partner stammten. Ingezüchtete Kolonien waren im Mittel deutlich kleiner, zeigten aber hinsichtlich der Erzeugung reproduzierender Nachkommen oder der kumulativen Fitness keine Depression (GERLOFF & SCHMID-HEMPEL 2005). Dies ist besonders bemerkenswert, weil die Erdhummel zu den Arten mit sl-CSD gehört. Selbst solche Arten können daher bottleneck-Situationen gut überstehen und als Kolonisatoren (founder) mit wenigen Exemplaren neue Gebiete erobern.

Die Erdhummel z. B. hat sich ab 1992 in 5 Jahren über die meisten Teile Tasmaniens hinweg ausgebreitet. Populationsgenetischen Untersuchungen zufolge, nach denen etwa 50 % der Königinnen diploide Männchen produzieren, dürfte die Kolonisation von einem einzigen befruchteten Weibchen ausgegangen sein! (BUTTERMORE et al. 1998). Ein weiteres Beispiel für erfolgreiche Kolonisation einer sl-CSD-Art mit wenigen Exemplaren liefert die Feuerameise (*Solenopsis invicta*). Diese breitete sich nach Einschleppung in den 1930er-Jahren invasionsartig über die östlichen und zentralen Teile der südlichen USA aus. Gegenüber den Populationen in ihrer Heimat (Südamerika) sind die Kolonisatoren genetisch verarmt und produzieren einen hohen Anteil diploider Männchen. Den offensichtlichen Erfolg, der die Ameise stellenweise zu einem Problem für den Menschen macht, argumentiert man mit dem Fehlen natürlicher Feinde und Kompetitoren im neu eroberten Gebiet (ROSS et al. 1993).

Genetische Vielfalt, Adaptationsfähigkeit und Evolutionsgeschwindigkeit bei Hymenopteren

Die Variation einzelner Genloci, meist indirekt gemessen an Allozym-Polymorphismen, beträgt bei Hymenopteren im Mittel nur etwa ein Drittel der anderer Insekten (GRAUR 1985, UNRUH & MESSING 1993). Innerhalb der Hautflügler ist sie am geringsten bei Bienen, besonders bei eusozialen, und am höchsten bei Symphyten (PACKER & OWEN 2001). Die Schwankungsbreite zwischen den Taxa ist hoch, manche erreichen durchaus die Werte anderer Insekten. Als Erklärungsversuche für die geringere genetische Vielfalt qualitativer Loci bei Hymenopteren werden teils Gründe genannt, die sich direkt aus dem haplodiploiden genetischen System ergeben: kleinere effektive Populationsgröße, weniger Mutationen, effektiveres „purging“, schnellere Fixierung vorteilhafter Mutationen etc. (LESTER & SELANDER 1979, GRAUR 1985, UNRUH & MESSING 1993, PACKER & OWEN 2001). Teils werden aber auch Gründe angeführt, die indirekt mit der Haplodiploidie zusammenhängen: Tendenz zu mehr Inzucht und kleineren Populationen (GRAUR 1985), standardisiertere Aufzuchtbedingungen durch Brutvor- oder –fürsorge (SNYDER 1974), Sozialverhalten etc. (HAMILTON 1967).

Wir teilen hier die Auffassung GRAURs (1985), dass die geringere qualitative genetische Vielfalt bei Hymenopteren nicht allein durch Gründe erklärt werden kann, die sich direkt aus der Haplodiploidie ergeben. Vielmehr scheint die indirekt durch die Haplodiploidie ermöglichte Bildung von kleineren Populationen und Metapopulationsstrukturen mit dem Auftreten von bottleneck-Situationen und founder events sowie Inzuchtereignissen bzw. Inzuchtlebensstilen wesentlich zur geringeren genetischen Vielfalt der Hymenopteren

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

beizutragen. Je mehr dies tatsächlich der Fall sein sollte, desto mehr würde Zufallsverlust von Allelen (Drift) relativ zu „reinigender" Selektion am Zustandekommen der geringen genetischen Vielfalt beteiligt sein.

Bedeutsamer als die eben besprochenen qualitativen, single locus- oder Mendel'schen Merkmale sind für das adaptive Potential einer Art die quantitativen Merkmale, die durch die kombinierte Wirkung von Umweltfaktoren und mehr oder weniger zahlreichen Genen zustande kommen. Die Variabilität quantitativer Merkmale ist bei Hymenopteren wenig untersucht worden (UNRUH & MESSING 1993), so dass Vergleiche mit anderen holometabolen Insekten nicht angestellt werden können. Theoretische Berechnungen der quantitativen Variation an diploiden Organismen ergeben zwar bei Populationsverkleinerung komplexere Ergebnisse als im single locus-Fall, wobei unter bestimmten Voraussetzungen sogar eine vorübergehende Erhöhung der Variation möglich ist, Jedenfalls ist die Variation quantitativer Merkmale bei Diploiden weniger beeinträchtigt durch Inzucht und erholt sich nach Populations-„bottlenecks" um 2-3 Zehnerpotenzen schneller als die qualitative Variation (LANDE & BARRACLOUGH 1987, UNRUH & MESSING 1993). Letztlich sollte jedoch Drift auch zu einer Erosion der Variation von „quantitative trait loci" (QTL) führen (LANDE & BARRACLOUGH 1987, WILLI et al. 2006). Insgesamt kann man daher davon ausgehen, dass das adaptive Potential und die Evoluierbarkeit bei kleinen Populationen verringert sind (WILLI et al. 2006), besonders bei Haplodiploiden (durch geringere effektive Populationsgröße bei gleicher Zensusgröße), was zu den Befunden über die genetische Variation passt. Die durch Haplodiploidie erworbene größere Inzuchtresistenz, der leichtere Übergang zu eusozialer Lebensweise, das bessere Vorankommen in kleinen Populationen, das bessere Überstehen von bottlenecks und damit eine bessere Kolonialisationsfähigkeit werden also erkauft durch ein geringeres Adaptationspotential und langsamere Evoluierbarkeit.

Hohes genetisches Adaptationspotential, gepaart mit hohen Reproduktionsraten, geringer Mobilität, weitgehendem Fehlen von Brutvor- oder gar -fürsorge, geringer Lernfähigkeit und geringem physiologisches Anpassungsvermögen sind Merkmale, die im r-K-Kontinuum der Lebensstrategien (FUTUYMA 1990) nahe dem r-Ende liegen. Viele Hymenopteren, besonders die mit der geringsten genetischen Vielfalt (Bienen), haben aber geringe Reproduktionsraten, hohe Mobilität (körperliche Robustheit), ein hohes Maß an Brutvor- oder -fürsorge und eine für Insekten überraschende Lernfähigkeit und liegen damit eher im K-Bereich. Damit verbunden ist eine höherer Grad an Stenözie, ein rasches Erreichen der Kapazität eines Lebesraums und größere Bedeutung Dichte-abhängiger Einflüsse. Das geringere adaptive Potential wird bei Bienen und anderen Aculeaten ersetzt durch die Schaffung relativ konstanter Aufzuchtbedingungen für den Nachwuchs über den Bau von Nestern und deren Verproviantierung und aktives Ausweichen der Imagines bei Verschlechterung der Umweltbedingungen, sei es durch dichteunabhängige oder dichteabhängige Faktoren. Wenn es eine solche Ausweichstrategie gibt, muss es auch die Fähigkeit, günstige Habitate zu erkennen, geben. Es ist zu erwarten, dass das Suchbild dafür unmittelbar von den Eigenschaften und deren genetischen Hintergründen beeinflusst wird, die für die Stenözie verantwortlich sind. Insoferne könnte eine Mutation, die solche Eigenschaften verändert, unter der Voraussetzung, dass sie exprimiert werden kann, auch zu einer Veränderung des Suchbildes führen. Ein aktives Ansteuern eines genetisch determinierten ökologischen Optimums wäre gleichzusetzen mit einem hohen Selektionsfaktor für eine vorteilhafte Mutation und würde die Fixierung derselben stark befördern.

Wie wirkt sich die geringere genetische Vielfalt auf die Evolutionsgeschwindigkeit aus?

Wie bei so vielen anderen populationsgenetischen und evolutionsbiologischen Themen wurde die Theorie dazu trotz der großen Bedeutung der Hymenopteren für Ökosysteme fast ausschließlich an diploiden Organismen entwickelt. Nach KIMURA (1983) und OHTA (1987) sollte sich die Geschwindigkeit des Basenaustauschs bei einer Verringerung der effektiven Populationsgröße erhöhen, weil die Fixierungsrate für schwach schädliche bzw. „nahezu neutrale"-Mutationen steigt. BROMHAM & LEYS (2005) untersuchten im Hinblick darauf die molekularen Evolutionsraten von eusozialen Arten im Vergeich zu ihren nicht sozialen Verwandten (darunter 19 Hymenopteren-Paare) in der Erwartung, dass eusoziale Arten wegen ihrer geringeren effektiven Populationsgröße größere Raten aufweisen. Dies war nicht der Fall, was sie zum Schluss führte, dass möglicherweise der Einfluss der effektiven Populationsgröße auf die Geschwindigkeit der molekularen Evolution nicht so einfach wie vorhergesagt sei. Tatsächlich könnten sich bei Haplodiploiden u.a. wegen des effizienteren „purging" schädlicher Mutationen durch die Exposition bei den haploiden Männchen andere Verhältnisse von Drift und Selektion ergeben als bei Diploiden.

Bevor wir der Frage der Evolutionsgeschwindigkeit bei Hymenopteren weiter nachgehen, müssen wir den Blick auf einen dritten Bereich mutativer Veränderungen, die Chromosomenmutationen, darunter in erster Linie die Genduplikationen, werfen. Genduplikationen bieten die Möglichkeit der evolutiven Weiterentwicklung von Genen, die ansonsten durch Mutation in ihrer

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Funktion beeinträchtigt würden, indem eine Kopie die alte Funktion beibehält, die zweite sich aber zu einer neuen Funktion weiterentwickeln kann (Neofunktionalisation, OHNO 1970). Wiederholt sich der Prozess mehrfach, so können Genfamilien entstehen, deren Evolution mittels eines Stammbaumes darstellbar ist. Von besonderem Interesse für Artbildungsprozesse sind Genfamilien, die Funktionen im Erkennen und Hydrophilisieren von lipophilen Fremdstoffen erfüllen, wie z. B. die Cytochrom-P-450-monooxygenasen. CYP-450-Proteine von Insekten spielen neben der Wahrnehmung von Aufgaben im Prozessieren von Hormonen und Pheromonen eine wichtige Rolle in der Entgiftung von pflanzlichen Abwehrstoffen (Allelochemikalien, sekundäre Inhaltsstoffe). Im chemischen „Rüstungswettlauf" zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern gehören sie daher zu den wichtigsten „Waffen" auf seiten der Pflanzenfresser.

Einem Insekt, das in der Lage ist, ein Art- oder Gattungs-spezifisches Pflanzengift unschädlich zu machen, ist es auch möglich, die Pflanzen zu fressen, die sich damit giftig machen. Damit trägt die Ausstattung mit Entgiftungsenzymen wesentlich zur Nahrungs-Spezialisierung phytophager Insekten bei. Das CYP-450-System unterscheidet nicht zwischen natürlichen und artifiziell erzeugten Chemikalien, sondern nur zwischen Fremdstoff-Strukturen, sodass es auch an der Metabolisierung von Insektiziden und der Resistenzentwicklung gegen diese beteiligt ist. Insekten besitzen im Mittel etwa 100 verschiedene Cyp-450-Enzyme, die Ausstattung weist große Artspezifität auf (SCHULER 1996, FEYEREISEN 1999, LI et al. 2007). Über das Vorkommen und die Vielfalt von Cyp-450-Enzymen bei Hymenopteren weiß man wenig, lediglich von der Honigbiene ist bekannt, dass sie nur etwa die Hälfte der Entgiftungsenzyme besitzt wie *Drosophila*, was mit der hohen Empfindlichkeit der Bienen gegenüber Pestiziden in Verbindung gebracht wird (CLAUDIANOS et al. 2006). Hingegen ist eine andere Genfamilie in einer für Insekten außergewöhnlichen Vielfalt im Honigbienen-Genom vertreten: die Familie der Geruchsrezeptoren weist nicht weniger als 163 funktionelle Gene, mehr als doppelt so viel wie bei *Drosophila* oder *Anopheles*, auf (ROBERTSON & WANNER 2006).

Genduplikationen entstehen durch ungleiches crossing over während der Meiose. Da bei Haplodiploiden nur die Gameten der Weibchen durch komplette Meiose entstehen, ist bei Hymenopteren die Möglichkeit zur Entstehung von Genduplikationen kleiner. Auch geringere effektive Populationsgrößen tragen wie bei anderen Mutationen dazu bei, dass solche Ereignisse insgesamt seltener auftreten. Die Möglichkeiten der genetischen Fixierung von Genduplikationen in Populationen sind theoretisch erst ansatzweise, und natürlich nur für diploide Organismen, behandelt worden, wobei in Betracht zu ziehen ist, dass nicht nur Neofunktionalisation, sondern auch Subfunktionalisation (beide Kopien steuern komplementär zur alten Funktion bei) für die Evolution von Bedeutung sein können (LYNCH et al. 2001, CLÉMENT et al. 2006).

Wie wirken sich alle diese Faktoren auf die Geschwindigkeit der Makroevolution bei Hymenopteren aus? Das komplett sequenzierte Genom der Honigbiene gibt darüber Auskunft.

Der Vergleich mit den *Drosophila*- und *Anopheles*-Genomen weist darauf hin, dass das Honigbienen-Genom das deutlich am langsamsten evoluierende von den bisher sequenzierten Insekten-Genomen ist. Dazu passt, dass die Biene mehr genetische Ähnlichkeit mit Wirbeltieren aufweist als die Fliege. 762 Proteine, die die Honigbiene mit zumindest einem Wirbeltier gemeinsam hat, fehlen bei *Drosophila*, ungefähr ebenso viele bei *Anopheles* (THE HONEYBEE GENOME SEQUENCING CONSORTIUM 2006). Bei dieser langsamen Evolutionsrate sollte es nicht zu sehr verwundern, wenn die bis vor kurzem als das älteste Bienen-Fossil geltende *Cretotrigona prisca* (Meliponinae, Fam. Apidae) aus dem New Jersey-Bernstein, datiert mit einem Alter von 65 Ma., eine ungewöhnlich große Ähnlichkeit mit rezenten *Trigona*-Arten aufweist (MICHENER & GRIMALDI 1988).

3. Die Lebensweise der Bienen: Ökologie, Populationsstruktur und Mobilität

Fast 17.000 rezente Arten von Bienen sind bis jetzt beschrieben worden. Der früheste Fossilfund mit deutlichen Bienenmerkmalen, *Melittosphex burmensis*, wurde in burmesischem Bernstein, der in das Albium der Unterkreidezeit (vor 100 Ma) datiert wird, gefunden. Das Tier zeigt noch Übergänge zu den Crabroniden, jedoch schon einige deutliche Merkmale, die auf das Sammeln von Pollen hinweisen (POINAR & DANFORTH 2006). Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass die Radiation von Blütenpflanzen und Bienen annähernd gleichzeitig erfolgt ist. Rund 70 % der ca. 250.000 Angiospermen-Arten werden von Insekten bestäubt (SCHONHOVEN et al. 1998), davon sind Bienen die spezialisiertesten und wichtigsten Bestäuber (DANFORTH et al. 2006). Daraus kann der Schluss gezogen werden, dass Bienen eine zentrale Rolle bei der Radiation der Blütenpflanzen gespielt haben (siehe auch GRIMALDI 1999).

Von den sieben rezenten Bienenfamilien stehen phylogenetisch nach DANFORTH et al. (2006) die Melittidae sowie die langrüsseligen Bienenfamilien Apidae und Megachilidae an der Basis der Bienenradiation.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Dieses auf umfangreichem molekularbiologischen Datenmaterial beruhende Ergebnis passt wesentlich besser zu den bekannten Fossilfunden als die früher vorherrschende Meinung einer basalen Stellung der Colletidae (DANFORTH et al. 2006). Aus dieser phylogenetischen Relation ergibt sich, dass Oligolektie offenbar die ancestrale Form des Pollensammelns war und Eusozialität bereits früh in der Stammesgeschichte der Bienen aufgetreten ist.

3.1. Ökologie

Die Lebensräume von Wildbienen werden in ökologisch-faunistischen Arbeiten oft nach Kategorien eingeteilt, die einer menschlichen Sicht von Landschaftsstrukturen entsprechen („Magerrasen", „Waldränder", „Waldlichtungen", „Weinbergbrachen", „Hochwasserdämme", „Moore" etc.). Diese Vorgangsweise ist insoferne sinnvoll, als sie regional das Auffinden bestimmter Bienenarten erleichtert und dem Naturschutz wertvolle Argumente für die Bewahrung solcher Landschaftselemente gibt. Andererseits kann dadurch der Eindruck erweckt werden, dass eine Bindung von Bienenarten an solche Biotoptypen bestünde. Es muss aber immer bewusst bleiben, dass derartige Kategorien nicht per se Habitate bestimmter Bienenarten sind, sondern bestenfalls solche unter gewissen Voraussetzungen beherbergen können.

Das Habitat einer bestimmten Bienenart ist durch das Vorhandensein eines geeigneten Mikroklimas, eines passenden Blütenangebotes und artspezifischer Nistmöglichkeiten bestimmt; außerdem benötigen manche Arten zusätzliche Materialien wie Pflanzenharze, feuchten Lehm, verschiedene Blattstücke, Blütenblätter oder Pflanzenwolle zum Bau ihrer Nester, in den amerikanischen Tropen auch pflanzliche „Parfums" für die Partnerwerbung (WESTRICH 1989, WCISLO & CANE 1996, MAZZUCCO 2006). Wo in einem Lebensraum- (DELARZE et al. 1999) oder Biotoptyp (POTT 1996) ein artspezifisches Mikroklima mit entsprechendem Blütenangebot und Nistplätzen sowie etwaigen anderen der genannten „Requisiten" (WESTRICH 1989) kombiniert ist, wird dieser als Bienenhabitat in Frage kommen. Andere aus menschlicher Sicht oft kennzeichnende Charakteristika solcher Kategorien sind für Bienen meist irrelevant.

Daraus ergibt sich, dass das Zusammenfallen von Lebensraumtyp und Bienenhabitat gewöhnlich geographisch limitiert ist, daher sind Charakterisierungen von Bienenhabitaten durch Biotoptypen nicht oder nur eingeschränkt bzw. in Ausnahmefällen überregional verwendbar. Eine Bienenart kann etwa in Mitteleuropa Felssteppen bewohnen, im Mediterran aber vornehmlich in feuchteren Lebensräumen zu finden sein; eine andere in Westeuropa offene Landschaften besiedeln, sich im kontinentalen Osten dagegen in lichten Wäldern oder an Waldrändern aufhalten. Dies ist zu erwarten, wenn die Habitatansprüche der Bienen konstant bleiben, das Makroklima der Landschaften aber verschieden ist. Würde eine Biene sowohl im Mediterran als auch in Mitteleuropa Felssteppen bewohnen, wäre sie entweder stark eurytherm oder die Populationen in den beiden Klimaten wären hinsichtlich ihrer Thermotoleranz genetisch, d.h. mikroevolutorisch differenziert.

Blütenangebot und Nistmöglichkeiten müssen bei solitären Arten so nahe beisammen liegen, dass der Fortpflanzungserfolg nicht durch die Länge der Pollensammelflüge beeinträchtigt wird (siehe z. B. PETERSON & ROITBERG 2006). Für Bienen, die hinsichtlich der drei genannten Hauptfaktoren für die Habitatwahl stenök sind, finden sich geeignete Habitate gewöhnlich nur in kleinen begrenzten Bereichen und in der Landschaft zerstreut vor.

3.1.1. Mikroklima

Unter dem Begriff „Mikroklima" versteht man die charakteristische Häufigkeitsverteilung der Werte von Klimaelementen (z. B. der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit) in der bodennahen Luftschicht eines räumlich abgrenzbaren Bereichs einschließlich deren typischer Aufeinanderfolge sowie tages- und jahreszeitlicher Schwankungen. Im Mikroklima wird das Makro- und Mesoklima modifiziert durch

a) geomorphologische Gegebenheiten wie Relief der Umgebung, Hanglage und Exposition (beeinflussen Sonnenscheindauer, Einstrahlung sowie lokale Wind- und Wetterverhältnisse);
b) Substrateigenschaften (maßgebend für das Ausmaß und den zeitlichen Verlauf möglicher Wärmespeicherung, Abstrahlung, und Verdunstung);
c) die Art der Vegetation (Windpufferung, Modifizierung der Sonneneinstrahlung, Licht-Schattenmosaik, Luftfeuchtigkeit);
d) das Vorhandensein oder Abwesenheit von Wasser in der Umgebung in Form von offenen Gewässern oder feuchten Böden;
e) anthropogene Einflüsse, z. B. Energieproduktion (Städte-, Siedlungsklima).

Temperatur ist makroklimatisch eine Hauptdeterminante für die geographische Verbreitung eines Organismus, mikroklimatisch für die Eignung eines Lebensraums als dessen Habitat (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Das Mikroklima beeinflusst den Temperaturhaushalt eines Lebewesens entweder durch direkte Beeinflussung der Körpertemperatur oder durch Auslösung von Verhaltensweisen und physiologischen Reaktionen, die die

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Körpertemperatur regulieren. Bei vorgegebenen makroklimatischen Verhältnissen steigern längere und stärkere Sonneneinstrahlung, ein steilerer Einstrahlungswinkel und wärmespeichernde Substrate die Eignung eines Lebensraumes für thermophile Arten, häufigerer Niederschlag, Wind und höhere Luftfeuchtigkeit senken sie.

Alle Lebensvorgänge sind in hohem Maß temperaturabhängig. Temperatur beeinflusst die Geschwindigkeit biochemischer Reaktionen und übt entscheidenden Einfluss auf die Stabilität der höheren Struktur von Proteinen, aber auch zellulären Membranen aus. Sowohl Proteine als auch Membranen können ihre biologische Funktion nur erfüllen, wenn die richtige Balance zwischen Flexibilität und Stabilität ihrer Struktur gegeben ist (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Ein ausreichendes Maß an Flexibilität ist notwendig, um die zur Durchführung der biologischen Funktionen notwendigen temporären Strukturänderungen zu gewährleisten, die Stabilität muss aber gleichzeitig ausreichen, um zu weitreichenden, irreversiblen Strukturänderungen und damit Funktionsbeeinträchtigungen und –verlusten durch steigende Temperaturen entgegenzuwirken. Daher werden an tiefere Temperaturen angepasste Organismen flexiblere Strukturen aufweisen als an höhere Temperaturen angepasste, um gleiche Funktionalität zu erreichen (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Flexibilität und Stabilität von zellulären Membranen sind durch das Verhältnis und die Verteilung einer Vielzahl von organischen Molekülen, die die Membran aufbauen, und deren physiko-chemisches Verhalten gegeben, daher grundsätzlich über die Regulation von Synthese und Abbau dieser Molekültypen stufenlos über einen größeren thermischen Bereich einstellbar, wie sich bei Akklimationsversuchen mit ektothermen Organismen zeigt (HOCHACHKA & SOMERO 2003).

Bei katalytisch wirkenden Proteinen (Enzymen) hingegen sind Flexibilität bzw. Stabilität der Tertiärstruktur bei einer bestimmten Temperatur durch die Abfolge der Aminosäuren in der Primärstruktur des Moleküls vorgegeben, also genetisch festgelegt. Die einzelnen Aminosäuren unterscheiden sich stark voneinander in ihren Möglichkeiten, stabilisierende Nebenvalenzen auszubilden und sterische Beweglichkeiten in der räumlichen Struktur des von ihnen aufgebauten Enzyms zuzulassen. Der Austausch auch nur einer Aminosäure durch eine andere an bestimmten Stellen eines Enzyms kann deshalb dessen thermische Eigenschaften deutlich verrändern (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Solche Mutationen unterliegen natürlich der Selektion durch das Mikroklima des Habitats oder führen zu einer Änderung der Habitatwahl, soferne sie phänotypisch in Erscheinung treten. Nordamerikanische Heufalter (Genus *Colias*, Fam. Pieridae) weisen einen allelischen Polymorphismus der Phosphoglucose-Isomerase, eines wichtigen Enzyms des Glucose-Stoffwechsels, auf. Die verschiedenen Morphen des Enzyms sind unterschiedlich temperatursensitiv. Das gegen Hitze empfindlichste, also flexibelste Allel findet sich bevorzugt in *Colias meadii*, einer Tundrabewohnerin, das Hitze-resistenteste, also stabilste hingegen in *Colias alexandra*, die im Hochsommer Colorados fliegt, und deutlich weniger häufig in *Colias philodice eriphyle*, die im gleichen Gebiet bivoltin während der kühleren Jahreszeiten vor und nach der Flugzeit von *C. alexandra* vorkommt (WATT 1977, WHEAT et al. 2006).

Jedes Enzym erfüllt also seine katalytische Funktion innerhalb eines definierten Temperaturbereichs, oberhalb und unterhalb dessen funktionelle Beeinträchtigungen und Ausfälle eintreten. Dieser Bereich kann mehr oder weniger breit sein, man kann daher von euryoder stenothermen Enzymen sprechen. Bei unterschiedlichen Organismen kann er verschiedene Bereiche der Temperaturskala umfassen, wenn das Mikroklima des arteigenen Habitats unterschiedlich ist. Daraus ergibt sich, dass die Änderung der thermischen Eigenschaften eines Schlüsselenzyms durch eine einzige Mutation an geeigneter Stelle als qualitatives Merkmal für die Mikroevolution von erheblicher Bedeutung sein kann.

Innerhalb des thermischen Funktionsbereichs eines Enzyms steigt die Geschwindigkeit der katalysierten Reaktion um einen Faktor 2-3 pro 10 °C Steigerung der Körpertemperatur. Bei Erreichen der oberen Temperaturbeständigkeitsgrenze der räumlichen Enzymstruktur können Hilfsproteine, sog. Chaperone, die Aggregation und damit irreversible Zerstörung denaturierter Enzymmoleküle verhindern und diese teilweise wieder zur Renaturierung führen. Solche Chaperone sind konstitutive Bestandteile jeder Zelle, werden aber im Fall diverser Stress-Situationen, z. B. nach Hitzeschock („heat shock proteins“), vermehrt synthetisiert (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Die Fähigkeit zur vermehrten Synthese nach Hitzeschock ist von Art zu Art verschieden. Die Blattschneiderbiene *Megachile apicalis* produziert im obersten noch tolerierbaren Temperaturbereich deutlich mehr davon als die weniger hitzeresistente Verwandte *Megachile rotundata* (BARTHELL et al. 2002). Chaperone spielen auch am unteren Ende des thermischen Funktionsbereichs eine protektive Rolle. Eine konstitutive Erhöhung der Synthese des heat shock proteins hsp 70 wurde bei der Blattschneiderbiene *Megachile rotundata* während der winterlichen Diapause der Vorpuppe beobachtet (YOCUM et al. 2005).

Enzyme steuern den Stoffwechsel, daher steigt ihre Aktivität mit steigenden Stoffwechselraten. Je höher die Stoffwechselraten, umso empfindlicher sind Organismen gegenüber „falschen“ Temperaturen. Bei Insek-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

ten werden hohe Stoffwechselaktivitäten einerseits während der larvalen Wachstumsphasen, andererseits während der lokomotorischen Aktivität der Imagines beobachtet. Bei den Bienen findet die Wachstumsphase der Entwicklungsstadien im thermisch nach außen gepufferten Milieu des Bienennestes statt und ist damit plötzlichen starken Schwankungen des Mikroklimas weitgehend entzogen.

Die Imagines hingegen sind wie wenig andere Insektengruppen in ihrem Fortpflanzugserfolg von einer vollkommen intakten Flugfähigkeit abhängig. Bienenweibchen (bzw. Arbeiterinnen bei eusozialen Arten) müssen Pollen und Nektar im Flug von Blüte zu Blüte sammeln und die relativ zum Körpergewicht oft schwere Last fliegend zum Nest transportieren. Dieses Fliegen von Blüte zu Blüte verleiht Bienen schließlich jene herausragende Rolle als Bestäuber von Blütenpflanzen. Das Mikroklima eines Bienenhabitats muss daher ausreichend Flugaktivität zur Verproviantierung des Nachwuchses ermöglichen, d.h. Flugphysiologie der Biene und Mikroklima des Habitats müssen zueinander passen.

Der Insektenflug ist außerordentlich energieaufwändig. Während des Fluges weisen die Flugmuskel der Honigbienen massenspezifische Stoffwechselraten und Energieflüsse auf, die annähernd dreimal höher sind als die der Flugmuskel schwirrender Kolibris (SUAREZ et al. 2000) und damit zu den höchsten gehören, die im Tierreich bisher beobachtet worden sind (SACKTOR 1976, ROBERTS et al. 2004, DARVAUX et al. 2005). Die Energiegewinnung ist rein aerob. Die hohen Stoffwechselraten erfordern daher hohe Mitochondrien-Dichten. Bei den tropischen Orchideenbienen (Euglossini) machen die Mitochondrien 43 % der Muskelmasse aus (CASEY et al. 1992), bei Kolibris nur 35 % (SUAREZ et al. 1991). Außerdem ist die Oberflächendichte der mitochondrialen Cristae bei Honigbienen deutlich höher als bei kleinen Säugetieren und Vögeln (SUAREZ et al. 2005, LOLI & BICUDO 2005). Diese Befunde deuten darauf hin, dass die Masse der Brennstoff-liefernden Enzyme in den Flugmuskeln der Bienen die obere Grenze dessen erreicht, was aus sterischen Gründen möglich ist, ohne die Masse der Myofibrillen so weit einzuschränken, dass damit die Muskelkraft geschwächt wird. Die Elektronentransfer-Raten zwischen den Enzymen der Atmungskette sind in den Flugmuskeln der Honigbienen die höchsten, die je in Tieren gemessen wurden, ein Hinweis darauf, dass zusätzlich zu ihrer höheren Dichte diese Enzyme nahe ihrer maximalen katalytischen Kapazität arbeiten (SUAREZ et al. 2000).

Soweit bisher bekannt, verwenden Bienen als Brennstoff für den Flug ausschließlich Kohlenhydrate (CRABTREE & NEWSHOLME 1975, BLATT & ROCES 2001, SUAREZ et al. 2005). Dies bedeutet, dass zahlreiche Enzyme und Enzymkaskaden der Brennstoffbereitstellung, der Glykolyse, der Atmungskette und des Krebs-Zyklus so zusammenwirken müssen, dass die notwendigen hohen Energieflüsse für den Flug möglich sind. Die Regulation derartiger in Serie arbeitender und miteinander verknüpfter Enzymsysteme ist komplex (siehe HOCHACHKA & SOMERO 2002), der Anteil der Einzelenzyme an der Regulation des Energieflusses ist schwierig zu bestimmen (für Bienen siehe SUAREZ et al. 1996, 1997, 2005, DARVAUX et al. 2005) und ihre Evolution ist durch unterschiedliche funktionelle Anforderungen bestimmt (SALVADOR & SAVAGEAU 2006). Die thermischen Eigenschaften dieser Enzyme sind jedoch entscheidend dafür, welche Flugleistungen bei bestimmten Temperaturen erreicht werden können bzw. welche thermoregulatorischen Fähigkeiten notwendig sind, um entsprechende Flugleistungen sicherzustellen. Wahrscheinlich ist, dass einzelne dieser Enzyme für den Energiefluss thermophysiologisch limitierend wirken.

Die maximale Leistungsfähigkeit der Flugmuskulatur ist bei Bienen nur innerhalb eines relativ kleinen Intervalls der Thoraxtemperatur gegeben (ROBERTS & HARRISON 1998). Dieses Temperaturintervall wird hier im weiteren „Betriebstemperatur" genannt. Honigbienen starten ihre Sammelflüge bei 37 °C Thoraxtemperatur (HEINRICH 1993), können aber den Flug zwischen 29 und 49 °C Thoraxtemperatur aufrechterhalten. Dies gelingt ab einer Mindest-Umgebungstemperatur (im Schatten) von 15-16 °C (ROBERTS & HARRISON 1999). In einem viel engeren Temperaturintervall, nämlich bei 45±2 °C, hält die amerikanische Wüstenbiene *Centris pallida* (Fam. Anthophoridae) im Fliegen ihre Thoraxtemperatur (ROBERTS et al. 1998). Bei 55 verschiedenen Bienenarten aus 6 Familien wurden während des Fluges bei 22 °C Lufttemperatur Thoraxtemperaturen zwischen 27,6 und 42 °C gemessen (STONE & WILLMER 1989).

Die Differenz zwischen der notwendigen Betriebstemperatur der Flugmuskeln und der Lufttemperatur kann also zur Tageszeit, zu der der Flug gestartet werden soll, besonders in gemäßigten Klimazonen sehr groß sein und muss durch Aufheizen überwunden werden. Dazu stehen grundsätzlich zwei Möglichkeiten offen: Endogenes Aufheizen durch Generieren von Stoffwechselwärme und/oder Nutzung exogener Wärmequellen (z. B. Sonnenstrahlung) über geeignete Verhaltensmaßnahmen. Endogenes Aufheizen verursacht hohe Energiekosten und wird nur dann von der Evolution bevorzugt sein, wenn der Fitnessgewinn durch Verbesserung der Konkurrenzsituation beim Pollen- und Nektarsammeln den Verlust durch den Heizungsaufwand deutlich übersteigt. Je kleiner eine Biene ist, desto unwirtschaftlicher wird endogene Heizung, weil die Abstrahlung durch die Vergrößerung des Oberflächen/Volumen-Verhältnisses

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

steigt, desto größer wird daher die Bedeutung der exogenen Wärmegewinnung werden. Behaarung wirkt als thermische Isolation und begünstigt die Effizienz endogener Wärmegewinnung. Die Möglichkeit zu exogener Wärmegewinnung hängt naturgemäß noch stärker von mikroklimatischen Gegebenheiten ab als die Erzeugung von Stoffwechselwärme.

Für das obere Segment der Betriebstemperatur des Bienenflugs gelten ähnliche Überlegungen hinsichtlich der dann notwendigen Kühlung.

Physiologische Thermoregulation

Bienen können wie auch andere Insekten ihre Thoraxtemperatur regulieren, sind also regional und temporär endotherm. Liegt die Umgebungstemperatur unter der für den Flug erforderlichen Betriebstemperatur des Thorax, wärmen sie diesen durch Muskelzittern auf. Bei diesem arbeiten die beiden Hauptflugmuskel-Gruppen, Dorso-ventral- und Longitudinalmuskel, durch Umschaltung von myogenem auf neurogenen Aktionsmodus synchron gegeneinander statt alternierend gegen die Flügel (HEINRICH 1993, LOLI & BICUDO 2005). Die Aufwärmgeschwindigkeit hängt vom Verhältnis Wärmeerzeugung/ Wärmeabstrahlung ab und ist daher außer von der Effizienz der Wärmeerzeugung auch von der Größe der Biene und der Isolierung des Thorax gegen andere Körperteile und nach außen abhängig. Sie kann deshalb von Art zu Art sehr verschieden sein (STONE & WILLMER 1989). Es ist fraglich, ob bei sehr kleinen Bienen (*z.* B. *Nomioides* spp., manche *Lasioglossum-* und *Ceratina*-Arten, *Hylaeus* spp etc.) eine derartige Thermogenese überhaupt möglich ist.

NEWSHOLME et al. postulierten 1972 das Vorliegen einer zitterfreien Thermogenese im Thorax von Hummeln. Sie fanden in deren Flugmuskel annähernd gleich große hohe Konzentrationen des glykolytischen Enzyms Phosphofruktokinase und des glukoneogenetischen Enzyms Fruktose-1,6-biphosphatase und schlossen daraus auf die Existenz eines rein biochemischen Substratzyklus, der durch einen „Kurzschluss“ im Energiestoffwechsel zu einem Nettoabbau von ATP unter Erzeugung von Wärme bei niedrigen Temperaturen führt. Diese These schien zunächst sehr attraktiv, bot sie doch eine Erklärung dafür, dass viele Hummelarten noch bei Temperaturen gegen Null Grad normal fliegen können und mit dieser Fähigkeit nicht nur einen großen Konkurrenzvorteil beim Pollensammeln in gemäßigten Breiten genießen, sondern auch Gebiete bis zum Polarkreis und im Gebirge bis in die alpinen Regionen besiedeln konnten. Sie fand deshalb große Beachtung in Lehrbüchern der Insektenphysiologie (*z.* B. HOFFMANN 1995) und Übersichtsarbeiten (*z.* B. LOLI & BICUDO 2005), wo sie fast ebenso ausführlich wie die Thermogenese durch Muskelzittern behandelt wurde. HEINRICH (1993) betonte jedoch, dass kein sicherer Nachweis für eine Thermogenese ohne Muskelzittern vorliege und STAPLES et al. (2004) fanden, dass nordamerikanische Hummeln mit Ausnahme von *Bombus rufocinctus* keine erhöhten Werte von Fruktose-1,6-biphosphatase relativ zu Phosphofruktokinase aufwiesen und daher bei ihnen ein Substratzyklus der beschriebenen Art keine Bedeutung haben könne. Sie relativierten die mögliche Bedeutung einer zitterfreien Thermogenese auch hinsichtlich des Ausmaßes ihrer Wärmeproduktion und billigten ihr höchstens eine supplementierende Funktion bei der Aufwärmung zu (Diskussion bei LOLI & BICUDO 2005).

Die Fähigkeit zur Thermogenese kann auch zu anderen Zwecken als zum Beheizen des Thorax genützt werden: Honigbienen halten damit im Nest eine Temperatur von über 30 °C aufrecht. Bei Hummeln bebrüten Königinnen, Arbeiterinnen und Drohnen Eier, Larven und Puppen, indem sie das Abdomen darauf pressen. Dies erfordert die bei der Gattung *Bombus* gut ausgebildete Möglichkeit zur Ableitung der im Thorax erzeugten Wärme in das Abdomen. Bei *Bombus polaris* wird durch Beheizung des Abdomens mit „Abwärme“ der Flugmuskeltätigkeit die Entwicklung der Ovarien so weit beschleunigt, dass dadurch und mittels der Bebrütung der Präimaginalstadien die Entwicklungszyklen innerhalb des kurzen arktischen Sommers abgeschlossen werden können (HEINRICH 1993).

Der morgendliche Start zum ersten Flug findet gewöhnlich bei Erreichen einer artspezifisch bestimmten Außentemperatur statt. Gut beobachten lässt sich dies an künstlichen Nistkästen für solitäre Bienen. Die nestbesitzenden Weibchen, aber auch Männchen, die in leeren Nestern übernachtet haben, sitzen morgens bei steigender Temperatur lange in den Nesteingängen und strecken gelegentlich die Fühlerspitzen heraus. An den distalen Fühlergliedern der Bienen sitzen Temperatur- und Feuchtigkeitsrezeptoren (STABENTHEINER & RÖMER 1999). Bei Erreichen einer bestimmten Lufttemperatur verlassen fast alle Tiere einer Art nahezu gleichzeitig ihre Nester. Vermutlich ist das jene Temperatur, bei der ein endogenes Aufwärmen des Thorax nach einem Blütenbesuch oder einer kurzen Unterbrechung des Sonnenscheins noch leicht möglich ist. Im zeitigen Frühjahr kommt es in Städten mit ihren großen Temperatur-Gegensätzen zwischen besonnten Stellen und schattigen Straßenschluchten nicht selten zu „Unfällen“, bei denen Bienen (*z.* B. *Andrena gravida*, *Osmia cornuta*) in Luftschichten geraten, die um 5-7 °C kälter sind als die ihrer Starttemperatur. Solche Tiere können dann offenbar die für den Flug notwendige Betriebstemperatur des Thorax nicht mehr aufrechterhalten und landen bewegungsunfähig auf dem Gehsteig. Trägt man sie von dort in die Sonne, fliegen sie nach kurzem Aufwärmen weiter. Von der im gleichen Lebensraum zur gleichen Jah-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

reszeit vorkommenden deutlich größeren *Anthophora plumipes*, deren morgendliche Starttemperatur niedriger als die der beiden anderen genannten Arten liegt, kennen wir derartige Unfälle nicht.

Abgesehen von Sonderfällen der beschriebenen Art reicht die als Nebenprodukt der Flugmuskelarbeit produzierte Wärme aus, um den Thorax während des Fluges auf Betriebstemperatur zu halten und Wärmeverluste auszugleichen. Die Wärmebilanz des Thorax und damit seine Temperatur ergeben sich aus dem Wärmegewinn durch endogene Stoffwechsel- und exogene Strahlungswärme minus Konvektions- und Evaporationswärmeverlust. Der Wärmegewinn durch Sonnenstrahlung kann bei der Honigbiene an einem klaren Tag während des Fluges bei 45 °C fast das Doppelte der erzeugten Stoffwechselwärme betragen (ROBERTS & HARRISON 1999). Die Betriebstemperatur für den Flug kann daher bei höheren Lufttemperaturen nur gehalten werden, wenn effektive Kühlungsmethoden zur Verfügung stehen. In Taxon-spezifischer Weise werden dafür bei Bienen drei Verfahren eingesetzt: Konvektion, Evaporation und Reduktion des Stoffwechsels.

a) Konvektion könnte man als „Flugwindkühlung" bezeichnen. Sie entsteht durch die Bewegung von Biene und Umgebungsluft relativ zueinander, also entweder, wenn Wind über eine sitzende Biene streicht oder – im gegenständlichen Fall – wenn eine Biene in ruhiger Luft fliegt oder sich fliegend anders als die umgebende Luft bewegt (d.h. nicht bei reiner Windverdriftung). Sie wird größer, je schneller Luft über die Bienenoberfläche streicht und je größer der Temperaturunterschied zwischen Biene und Luft ist und geht gegen Null, wenn die Lufttemperatur die Körpertemperatur der Biene erreicht. Verbesserung der Wärmeisolation der Bienenoberfläche, z. B. durch Behaarung, senkt das Ausmaß der Konvektionskühlung.

Aktive Thermoregulation durch Konvektionskühlung bedeutet aktive Verteilung der im Thorax generierten Stoffwechselwärme auf Abdomen und Kopf, da normalerweise die Temperatur in diesen beiden Körperteilen viel niedriger ist als im Thorax. Das bekannteste Beispiel für diese Art der Thermoregulation bieten Hummeln. Über besondere physiologische Einrichtungen können Hummeln überschüssige Thoraxwärme in das Abdomen abführen und damit die Konvektionskühlung steigern (HEINRICH 1993). Bei vielen Arten der Gattung *Xylocopa* scheint neben dem Abdomen auch der Kopf für die Verteilung der Thorakalwärme von Bedeutung zu sein (HEINRICH 1993). Die Honigbiene und *Centris pallida* hingegen verfügen über keine aktiven Mechanismen zur Steigerung der Konvektionskühlung (ROBERTS & HARRISON 1998).

b) Evaporation: Verdunstung findet bei der Honigbiene zwischen 21 und 33 °C über die Tracheenatmung passiv in vorhersagbar mit dem Stoffwechsel steigendem Ausmaß statt. Über 33 °C ist der Wasserverlust jedoch 4,5x höher als bis 33 °C, die Verdunstungskühlung wird zur wichtigsten thermoregulatorischen Maßnahme. Der Mechanismus dieser aktiven Thermoregulation ist nicht genau bekannt, auch sind verschiedene Fragen im Zusammenhang mit der bei diesen Temperaturen negativen Wasserbilanz noch offen (ROBERTS & HARRISON 1999). Einige Bienenarten (*Apis mellifera*, *Xylocopa varipuncta*, *Centris pallida*) führen bei sehr hohen Temperaturen Zungenbewegungen („tongue lash") aus, die vermutlich der Steigerung der Evaporation dienen. Das Heraufwürgen von Nektartröpfchen und deren Verteilen auf Labrum und Mandibeln bei Honigbienen scheint den gleichen Zweck zu verfolgen (ROBERTS & HARRISON 1998). Steigende Luftfeuchtigkeit erschwert die Evaporationskühlung, ihre Grenzen sind erreicht, wenn der Flüssigkeitsnachschub mit der Verdunstung nicht Schritt halten kann und die Hämolymphe dadurch hyperosmotisch wird.

c) Reduktion des Stoffwechsels in den Flugmuskeln. HEINRICH (1993) war der Meinung, dass die Stoffwechselrate im Flugmuskel durch die aerodynamischen Anforderungen des Bienenflugs festgelegt und daher nicht thermoregulativ veränderbar sei. Untersuchungen an fliegenden *Apis mellifera* und *Centris pallida* zeigten jedoch, dass die Regulation der metabolischen Wärmeproduktion den größten Anteil an der Regulation der Thoraxtemperatur dieser Bienen hat (ROBERTS & HARRISON 1998). Die Grenzen dieser Methode sind erreicht, wenn die Flugfähigkeit so beeinträchtigt wird, dass bestimmte Aufgaben, z. B. das Transportieren von Pollenladungen, nicht mehr adäquat bewältigt werden können.

Zuletzt sei erwähnt, dass die Euglossini der amerikanischen Tropen zwar eine Aufwärmphase vor dem Start zum Flug kennen, nicht aber eine Thermoregulation während des Fluges, was wohl mit den relativ gleichmäßigen Lufttemperaturen ihres Lebensraums zusammenhängt (ROBERTS & HARRISON 1998).

Verhalten im Dienst der Thermoregulation, thermophysiologische Aspekte diurnaler Rhythmen, des Voltinismus und der Habitatwahl

Die endogene Wärmeproduktion in der Aufwärmphase kann durch ein Verhalten ergänzt oder ersetzt werden, das die exogene Wärmezufuhr erhöht. Viele Bienen der gemäßigten Zonen sonnen sich im Frühjahr oder morgens an windgeschützten Stellen unter einem möglichst steilen Winkel zur Strahlung, um Radiationswärme zu nutzen. *Anthophora plumipes*-Männchen kön-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

nen auf diese Weise die Generierung von Wärme verdoppeln, müssen also nur halb so viel endogene Energie aufwenden, um Flugfähigkeit zu erlangen, wie ohne Sonne (STONE et al. 1995). Andere Arten wiederum (in Europa z. B. die Männchen verschiedener *Osmia-*, *Megachile-*Arten, *Hylaeus angustatus* – K. M.) nutzen auch Konduktionswärme, in dem sie sich flach auf die warmen Flächen von Steinen etc. setzen und sich dadurch von oben durch die Strahlung, von unten durch Konduktion aufheizen lassen. Diese ektotherme Energiegewinnung ist zwar energiesparend, bringt aber eine höhere Prädationsgefährdung mit sich. Sehr kleine Bienen können sich wahrscheinlich nur ektotherm auf die Betriebstemperatur für den Flug aufheizen. In wärmeren und vor allem Sonnen-reicheren Klimaten dürfte ektothermes Aufheizen eine größere Rolle spielen als in gemäßigten Breiten, da z. B. im Mediterran viele Bienenarten ihre tägliche Flugaktivität entgegen den Erwartungen deutlich später beginnen als die meisten Bienen in Mitteleuropa (K. M.).

Auch im oberen Segment der Betriebstemperatur für den Flug können Verhaltensweisen die endogene Thermoregulation, d. h. die Kühlung, ersetzen oder ergänzen. Manche Bienenarten beginnen bei hohen Lufttemperaturen direkte Sonnenstrahlung zu meiden und bewegen sich mehr im Halbschatten. So erscheint z. B. im Mediterran die in ihrer Verbreitung bis nach Mitteleuropa reichende Wollbiene *Anthidium septemdentatum* vormittags als erste *Anthidium-*Art an den äußersten, am stärksten sonnenbeschienenen Blütenständen des Keuschstrauchs (*Vitex agnus castus*), zieht sich aber gegen Mittag in die inneren Halbschattenzonen des Strauches zurück, wo sie über die Mittagsstunden weiter aktiv ist und Blüten besucht, während an den sonnenbeschienenen äußeren Blütenständen nun *Anthidium florentinum* und andere hochmediterrane Arten asnzutreffen sind. Ähnliches kann man von der Mauerbiene *Osmia andrenoides* beobachten (K. M.).

Zu den Ausweichstrategien vor zu hohen Temperaturen gehört auch häufiges Unterbrechen des Fluges oder bei Weibchen das Aufsuchen des Nestes während der heißesten Tageszeit. Das Vorliegen thermischer Gründe für eine bimodale diurnale Aktivität muss allerdings im Einzelfall nachgewiesen werden, weil auch andere Ursachen (z. B. das Ressourcenangebot) dafür maßgeblich sein könnten (STONE et al. 1999). Die Sägehornbiene *Melitta tricincta* sammelt zu Beginn ihrer Flugzeit Ende August im burgenländischen Seewinkel ausschließlich vormittags Pollen und ist ab Mittag völlig verschwunden. Im kühleren September trifft man sie auch über Mittag und am Nachmittag beim Pollensammeln an (K. M.)

Nur wenige Bienenarten sind ganztägig aktiv. Einzig einige extrem eurytherme Hummeln beginnen in den gemäßigten Klimazonen ihre Flugaktivität bereits vor Sonnenaufgang, setzen sie über die heißen Mittagsstunden fort und beenden sie erst in der beginnenden Abenddämmerung. Die gleichen Arten fliegen gewöhnlich auch das ganze Jahr über vom zeitigen Frühjahr bis in den späten Herbst. Andere Bienen beginnen ihre Flüge zwar tageszeitlich später und stellen sie früher ein als die genannten Hummeln, sind aber doch während des größten Teils des Tages beim Pollensammeln oder auf Partnersuche anzutreffen. Als europäisches Beispiel sei *Andrena flavipes* genannt. Diese eurytherme Art ist nicht nur in verschiedenen Klimazonen verbreitet, sondern auch in der Lage, zwei oder mehr Generationen zu klimatisch sehr unterschiedlichen Jahreszeiten auszubilden.

Die Flugaktivität der meisten Bienenarten beschränkt sich jedoch auf wenige Stunden am Tag. In Mitteleuropa sind viele Bienen nur während zwei oder drei Stunden am späten Vormittag aktiv, die Weibchen ziehen sich zu Mittag in ihr Nest zurück und verschließen den Eingang, die Männchen beenden ihre Paarungsflüge. Jeder faunistisch tätige Melittologe weiß, dass er mit der kompletten jahreszeitlichen Bienenfauna eines Gebietes eigentlich nur während zweier Stunden des späteren Vormittags rechnen kann, was die Erforschung der Fauna größerer Landstriche sehr erschwert. Als Ausnahmen beginnen einige wenige Arten (z. B. die Salz-Buntbiene *Camptopoeum friesei* – K. M.) ihre Flugaktivitäten in Mitteleuropa erst gegen Mittag und bleiben über die heißesten Stunden des Tages aktiv. Im Gegensatz dazu legen einige große Bienenarten in den Wüstengebieten von Kalifornien, Arizona und New Mexico (*Colletes stephani*, *Martinapis luteicornis*, *Caupolicana yarrowi* sowie *Centris-*, *Anthophora-*, *Tetralonia-* und *Ptiloglossa-*Arten) ihre Aktivität in die Morgendämmerung und die späten Abendstunden und weichen damit den heißen Tageszeiten aus (HEINRICH 1993). Ähnlich verhält es sich mit der ostmediterranen *Xylocopa olivieri* (DAPHNA et al. 2005)

Was immer die ultimaten Ursachen für diese diurnalen Aktivitätsrhythmen sein mögen (es kommen auch Ressourcenangebot und Konkurrenz um Ressourcen in Frage), so ist damit auch (fast) immer eine Einschränkung des thermischen Regimes verbunden, dem diese Arten ausgesetzt sind. WILLMER (1991, 1993) sieht in der Reduktion der thermophysiologischen Kosten die Hauptursache für die tageszeitliche Einschränkung der Flugaktivität von Bienen. Demnach wäre das Ressourcenangebot der Blütenpflanzen eher der möglichen Bestäuber-Aktivität angepasst als umgekehrt. Lediglich die stark polylektischen und eurythermen Hummeln schei-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

nen ihre Flugaktivität nach dem Nektar-Angebot zu richten (WILLMER 1991). Gesamtverbreitung und Biotopwahl lassen den Schluss zu, dass die meisten der Arten mit eingeschränkter diurnaler Aktivität stenotherm sind.

Stenotherme Arten können im Gegensatz zu eurythermen keine Generationen in klimatisch verschiedenen Jahreszeiten ausbilden. Sind sie bivoltin, fliegen die beiden Generationen zu klimatisch annähernd gleichartigen Jahreszeiten. Dies trifft bei *Andrena fulvicornis* zu, die im pannonischen Osten Österreichs zwei Generationen im Mai und Juli ausbildet. Die ganz nahe verwandte, von manchen (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002) für konspezifisch gehaltene, jedoch in etwas kühlerem Klima fliegende *Andrena nitidiuscula* ist univoltin, fliegt im Pannonikum im August, kommt im Gegensatz zu *A. flavicornis* auch in den nördlichen Voralpen vor, fliegt aber dort schon im Juli (K. M.). Die von GUSENLEITNER & SCHWARZ (2002) vermutete Konspezifität von *Andrena nitida* und *limata* ist nicht nur aus ökologischen, sondern auch aus thermophysiologischen Gründen unwahrscheinlich, da sich das Mikroklima ihrer Habitate zu den Flugzeiten April/Anfang Mai (*A. nitida*, univoltin) bzw. Juni und August (*A. limata*, bivoltin) recht deutlich unterscheidet (K. M.).

Stenotherme Bienen scheinen nicht nur jahreszeitlich, sondern auch über ihr Verbreitungsareal hinweg hinsichtlich ihrer mikroklimatischen Nische recht konservativ zu sein, was sich in verschiedenen Klimazonen durch unterschiedliche Biotopwahl äußert. Z. B. fliegt die mediterrane Wollbiene *Anthidium septemdentatum* in Niederösterreich an heißen, etwas windgeschützten Stellen von südexponierten Felssteppen, im Mediterran findet man sie dagegen hauptsächlich in feuchterem Kulturland, an der Küste oder in Wassernähe. Ähnliches kann man von der Mauerbiene *Osmia andrenoides* beobachten. Die Sandbiene *Andrena lagopus* bewohnt im pannonischen Klima Ostösterreichs lichte Wälder, Waldränder und lückige Gebüsche, während sie nach Westrich (mdl.) im ozeanisch beeinflussten Westeuropa durchaus als Offenlandsart bezeichnet werden kann. Die Biene breitet sich seit dreißig Jahren in Niederösterreich aus (ZETTEL et al. 2002) und sucht dabei aktiv die genannten Lebensräume auf

Die beiden Steppenbienchen *Nomioides minutissimus* und *N. variegatus*, zusammen mit *N. facilis* und *Ceratina parvula* die kleinsten Bienen Europas und als solche vermutlich nicht in der Lage, sich aktiv bis zur Betriebstemperatur für den Flug aufzuwärmen, leben an den wenigen Stellen ihres Vorkommens in Mitteleuropa ausschließlich auf teils offenen Sandböden (WESTRICH 1989, MÜLLER et al. 1997), während zumindest *Nomioides variegatus* in den mediterranen Zentren seiner Verbreitung ganz andere Lebensräume bevorzugt. Die Durchsetzung des Sandes mit Luft verringert dessen Wärmeleitfähigkeit, so dass bei Sonneneinstrahlung an der Oberfläche schnell Temperaturen entstehen, die exogen die Flugfähigkeit dieser kleinen Arten gewährleisten (MAZZUCCO 1997). Das größte Vorkommen von *N. minutissimus* im niederösterreichischen Marchfeld erlosch Mitte des letzten Jahrhunderts, nachdem der Lebensraum im Gefolge der Unterschutzstellung von Sandrasen überwachsen wurde und damit sein Mikroklima änderte, neue Vorkommen entstanden jedoch auf neu geschaffenen offene Sandflächen in der weiteren Umgebung (K. M.).

Die Schmalbiene *Lasioglossum brevicorne*, in Europa sehr selten und bis Südschweden verbreitet, bewohnt in den nördlichen Bereichen ihrer Verbreitung ebenfalls Sandböden, von Tirol südwärts aber gewöhnlich verschiedene andere Bodenarten (EBMER 1988, WESTRICH 1989). Aus Niederösterreich sind einige Sandvorkommen bekannt, andererseits ein Vorkommen auf südexponierten, heißen Felssteppen in der Wachau. Das für die Biene verbindende an den beiden für menschliche Augen so verschiedenen Lebensräumen sowie den südlichen Biotopen ist wohl die Möglichkeit, ihre konservative mikroklimatische Nische darin wiederzufinden.

Fälle regionaler Stenözie (KÜHNELT 1943), d. h. einer starken Reduktion der Lebensraumtypen, in denen eine Art aus mikroklimatischen Gründen vorkommen kann, im Bereich der Arealgrenzen finden sich bei Bienen häufig. Eine Reihe von Beispielen bietet die scharfe Grenze zwischen ozeanischem und kontinentalem Klima entlang der Thermenlinie in Niederösterreich, an der das feucht-milde Sommerklima der Wienerwaldlandschaft innerhalb weniger hundert Meter vom heißtrockenen pannonischen Sommer abgelöst wird. Zwei der im Europa westlich dieser Grenze häufigsten, von WESTRICH (1989) für Baden-Württemberg als ausgesprochen ubiquitär, von EBMER (1988) als euryök bezeichneten Furchenbienen, *Halictus tumulorum* und *Lasioglossum leucozonium*, zeigen ganz plötzlich östlich der Grenze starke regionale Stenözie, indem sie nur mehr weit verstreut und selten an wenigen feucht beeinflussten Stellen wie z. B. den Donauau-/Marchauen und dem Neusiedlerseegebiet vorkommen. Noch auffallender ist die Bindung an Feuchtigkeit (feuchte Auwiesen und feuchte Wälder) im Pannonikum bei *Lasioglossum zonulum*, die von WESTRICH (1989) für Westeuropa als „typische Offenlandsart, die vor allem auf trockenen Wiesen, Hochwasserdämmen und Ruderalstellen vorkommt“, bezeichnet wird. Mangel an Feuchtigkeit als limitierender Faktor für die Verbreitung fällt natürlich im trockenen Pannonikum besonders auf. Wohl deshalb legte der Wiener Melittologe Bruno Pittioni in seinem unveröf-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

fentlichten Manuskript über „Die Bienen des Wiener Beckens und des Neusiedlersee-Gebietes“ aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts so großen Wert darauf, die von ihm festgestellten Arten ökologisch als „hylophil“ oder „eremophil“ zu charakterisieren. *Lasioglossum zonulum* stufte auch er bereits als hylophil ein. *Halictus tumulorum* und *Lasioglossum leucozonium* aber waren nach den von ihm zusammengestellten Daten damals im Pannonikum viel weiter verbreitet als heute und wurden von ihm dementsprechend als hypereuryök-intermediär bzw. euryök-eremophil bezeichnet (Pittioni unveröff.). Der Rückgang beider Arten im österreichischen Pannonikum in den letzten Jahrzehnten könnte entweder mit den ausgedehnten Entwässerungen, die hier stattgefunden haben, oder mit der Zunahme trocken-heißer Wetterphasen im Sommer zusammenhängen.

Die letzten Beispiele zeigen, dass auch Feuchtigkeit ein für die Verbreitung wichtiger mikroklimatischer Habitatfaktor sein kann. Schon MALYSHEV (1935) weist darauf hin, dass „besides temperature, humidity also has doubtless a great influence on the geographical distribution of bees“. Feuchtigkeit wurde von uns bis jetzt nur als ein Aspekt des mikroklimatischen Thermoregimes und der physiologischen Thermoregulation behandelt. In diesem Zusammenhang könnte etwa die Permeabilität der Kutikula zwischen Bienenarten unterschiedlich sein. Relative Luftfeuchtigkeit, Niederschläge und Verfügbarkeit von Wasser können aber auch darüber hinaus Bedeutung für das Leben von Bienen haben, etwa für das Anlegen von Nestern oder für das Sammeln von Pollen und Nektar. Hummeln scheinen z. B. Pollen nur zur trockensten, wärmsten Zeit des Tages zu sammeln (PEAT & GOULSON 2005).

Die angeführten Beispiele lassen vermuten, dass Bienen in der Lage sind, mikroklimatisch als Habitat geeignete Lebensräume aktiv aufzusuchen und als solche zu erkennen und umgekehrt nicht mehr geeignete zu verlassen. Bei der relativ geringen Reproduktionsrate, den kleinen effektiven Populationsgrößen und der geringen genetischen Vielfalt der Bienen kann als Überlebensstrategie nur eine aktive Wahl des richtigen Habitats erfolgreich sein. Wie dieses erkannt wird, ist derzeit noch unklar.

Bienen verfügen über recht unterschiedliche Flugfähigkeiten. Ein erfahrener Bienenkundler ist gewöhnlich in der Lage, die meisten Bienen im Feld auf Grund ihres Fluges höheren Taxa zuzuordnen. Den reissenden Flügen und geschickten Flugmanövern mit Schwebeflug und plötzlichen Wendungen, zu denen viele Megachilidae und Anthophoridae fähig sind, stehen die langsameren, geradlinigeren Flüge mit geringerer Flügelschlagfrequenz der meisten Andrenidae und Halictidae gegenüber. Flugleistungen des ersten Typs benötigen vermutlich mehr Energie und höhere Thoraxtemperaturen als die der zweiten Art. Es ist anzunehmen, dass Megachilidae und Anthophoridae, zwei phylogenetisch alte Familien, in warmen Klimazonen entstanden und Zweige in verschiedenen Stadien der Phylogenese in kühlere Zonen divergiert sind, Andrenidae und Halictidae, zwei phylogenetisch sehr junge Familien, in gemäßigten Klimazonen entstanden und Zweige in wärmere Zonen divergiert sind. Es gibt aber auch ökologische Gründe für eine Verringerung der Flugleistungsfähigkeit: Brutparasiten unter den Bienen, die nicht mehr „im Flug von Blüte zu Blüte“ Pollen sammeln müssen, sind häufig schlechtere Flieger als ihre Wirte (STONE & WILLMER 1995).

Bienenarten können sich in vielen thermophysiologischen Charakteristika voneinander unterscheiden: in der Aufwärmgeschwindigkeit, der Starttemperatur zum Flug, dem Betriebstemperatur-Intervall, der Art und dem Ausmaß der endogenen Regulationsfähigkeit der Thoraxtemperatur, der Größe, der Behaarung, den Temperaturcharakteristika der Stoffwechselenzyme und der Induktion einer Chaperonsynthese bei Temperaturextremen. Manche dieser Merkmale sind quantitativ (polygen), Unterschiede werden sich dann in genetischer Isolation und wegen der meist geringen genetischen Vielfalt der Bienen langsam entwickeln, daher hauptsächlich zwischen höheren Taxa zu finden sein. Andere sind qualitativer Natur. In diesem Fall könnte eine Mutation unter bestimmten Umständen selbst über die Veränderung der Habitatwahl zu einer partiellen oder vollständigen Reduktion des Genflusses zwischen zwei Populationen führen und damit die Möglichkeit zu einer Artbildung einleiten. Die Artenpaare *Andrena danuvia/cineraria* und *Andrena propinqua/dorsata* könnten dafür Beispiele sein. Deshalb sollte besonders jene in der Einleitung genannten Fälle von Formen „close to the species boundary“ (VIA 2002) sowie Arten mit sehr kleinen und untypisch situierten Verbreitungsarealen auf ihre mikroklimatischen Nischen untersucht werden. Auch bei plötzlicher Ausbreitung einer Art gegen einen Klimatrend sollte die Hypothese einer qualitativen Mutation im thermophysiologischen Bereich geprüft werden. Als Beispiel sei die Ausbreitung der Weidenröschen-Blattschneiderbiene *Megachile lapponica*, einer ursprünglich boreo-montan verbreiteten Art, nach Süddeutschland genannt (SCHMID-EGGER 1998). Leider gibt es nur ganz wenige vergleichende Untersuchungen über die Thermophysiologie von Bienen. Wo aber untersucht wurde, konnten bemerkenswerte und aufschlussreiche Unterschiede mit Relevanz für mikroklimatische Präferenzen gefunden werden (STONE & WILLMER 1995, STONE 1994).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

3.1.2 Nest: Nistplatzwahl, Entwicklung; Sozialverhalten; Brutparasitismus

Relativ zu vielen anderen Insektengruppen legen Bienen als K-Selektanten weniger Eier, investieren dafür aber mehr Energie in die Sicherung des Aufwachsens ihrer Nachkommen. Der energetische Hauptaufwand fließt dabei in die Konstruktion eines Nestes zur Aufnahme der Entwicklungsstadien und dessen Verproviantierung mit Larvenfutter (mit ganz wenigen Ausnahmen Pollen und Nektar).

Als Nest dient ein gegen das Außenmilieu abgeschlossener oder abschließbarer (Hohl-)Raum oder Gang von artspezifischer Dimension, je nach Bienenart entweder bereits vorgefunden und für Brutzwecke adaptierbar oder selbst in artspezifisch verschiedenen Materialien ausgeschachtet, der innen in arttypischer Weise strukturiert wird. Hauptbauelemente im Inneren des Nestes sind die Zellen, Kompartimente von der Größe einer ausgewachsenen Bienenlarve mit artspezifischer Neigung, Lage und Anordnung innerhalb des Nestes. Jede dieser Zellen dient der Aufnahme eines einzelnen Eies zusammen mit dem geschlechtsspezifisch ausreichenden Proviant zur Larvenentwicklung (Ausnahmen in Mitteleuropa: Hummeln, *Osmia brevicornis*, in anderen Faunengebieten z. B. Allodapini). Zellwände sind – wiederum Taxon-spezifisch – recht unterschiedlich gestaltet, sowohl was das Material (Blattstücke, Pflanzenwolle, Harz, Mörtel, Erde etc.) als auch, was die innere Beschichtung betrifft (z. B. mehr oder weniger geglättete Wände, exokrine Sekrete) Nach der Eiablage wird die Zelle verschlossen, sodass sie zur Außenwelt doppelt geschützt ist: 1. Durch die Zellwand mit ihren durch die Bautätigkeit der Mutter vorgegebenen physikalischen Eigenschaften (Permeabilität, Festigkeit) und 2. durch die Isolation des Nestes nach außen (mehr oder weniger dicke Erd-, Holz- oder Pflanzengewebsschichten, verfestigter Mörtel etc.). Der Zellinhalt – Bienennachwuchs und Proviant – ist dadurch gegenüber witterungsbedingten Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen der Außenluft mehr oder weniger gut abgepuffert und nach dem Verschließen der Zellen und des Nestes vor Nachstellungen durch Feinde weitgehend geschützt. Sekrete exokriner Drüsen, mit denen bei vielen Bienentaxa (Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Anthophoridae) die Innenwände der Zellen beschichtet werden, haben nicht nur eine Funktion bei der Kontrolle der Feuchtigkeit im Zellinneren, sondern oft auch fungizide und bakerizide Wirkung (AYASSE & PAXTON 2002 und darin zitierte Literatur).

Die Taxon-Spezifität von Nistplatzwahl und Nestkonstruktion lässt vermuten, dass darin ein großes Potential für phylogenetische Radiation und Mikroevolution liegt.

Taxonspezifische Charakterisika der Nestarchitektur und ihre Variationsbreite finden sich mit zahlreichen Literaturverweisen u.a. bei MALYSHEV (1935), WESTRICH (1989) und MICHENER (2000) abgehandelt. Eine kurze, aber außerordentlich treffende Darstellung der Nistbiologie europäischer Bienen liefern auch MÜLLER et al. (1997).

Nistplatzwahl

Über die Nistplatzwahl schreibt WESTRICH (1989): „Alle Bienenarten sind in der Wahl ihrer Nistplätze mehr oder weniger spezialisiert. Es ist daher von entscheidender Bedeutung für die Verbreitung einer Bienenart, ob und in welcher Häufigkeit geeignete, nämlich artspezifische Nistplätze zur Verfügung stehen.“ Nach MÜLLER et al. (1997) nisten 51 % der Bienenarten Deutschlands, Österreichs und der Schweiz in selbst gegrabenen Nestern im Erdboden, 19 % in vorgefundenen Hohlräumen, 5 % in selbst genagten Nestern in dürren Stängeln oder im Holz und 1 % in selbstgebauten freistehenden Nestern aus Mörtel oder Pflanzenharz. Der Rest besteht aus Brutparasiten bei anderen Bienen. WESTRICH (1989) ermittelte unter den nestbauenden Bienen Deutschlands 73 % Erdnister, was nur geringfügig höher ist als der Wert von MÜLLER et al. (nach Westrichs Rechnung 67 %!).

Viele in der großen Gruppe der im Erdboden nistenden Arten sind hinsichtlich ihrer Substratwahl besonders anspruchsvoll: sie bevorzugen je nach Art verschiedene Bodentypen wie Sand oder Löss, salzhältige oder Lehmböden, horizonale oder vertikale Flächen, bewachsene, schütter oder unbewachsene Böden, sie nisten im Boden stark besonnter xerothermer Hänge oder im Waldboden etc. (MICHENER et al. 1958, CANE 1991).

Solche Bevorzugungen könnten mit der Grabefähigkeit der betreffenden Bienenart zusammenhängen, weil verschiedene Substrate unterschiedliche Festigkeit aufweisen und daher leichter oder schwerer zu bearbeiten sind (z. B. POTTS & WILLMER 1997). Nester, die von einer Bienenart in härteren Böden angelegt werden, sind meist weniger tief als in weicheren Böden gebaute (MALYSHEV 1935), was dafür spricht, dass die Substrathärte ein limitierender Faktor für die Nistplatzwahl sein kann. Zum Graben verwenden Bienen Mandibeln und Beine. Im Gegensatz zu den Grabwespen, bei denen man von der Morphologie der Vorderbeine auf das Nistsubstrat schließen kann (MAZZUCCO 1997), sind bei Bienen aber bis jetzt kaum Unterschiede der Beinmorphologie bekannt geworden, die als Anpassung an unterschiedlich feste Nistsubstrate gedeutet werden könnten. Die delikate Funktion aller drei Beinpaare beim Sammeln und Prozessieren von Pollen scheint einer weitgehenden Anpassung an die robuste Grabetätigkeit in der Erde

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

entgegenzustehen. Schon eher könnten die Mandibeln mit ihrer manchmal recht unterschiedlichen Ausformung zwischen nahe verwandten Arten solche Anpassungen aufweisen, wurden aber bis jetzt nicht daraufhin untersucht.

Jedoch ändert sich nicht selten die Bevorzugung bestimmter Substrattypen mit der Änderung des Großklimas, was eher dafür spricht, dass die im gewählten Substrat herrschenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse eine entscheidende Rolle für dessen Wahl als Nistplatz spielen. Besonders auffallend ist dies bei Arten, die in Europa, je weiter nördlich oder westlich sie verbreitet sind, umso stärkere Bindung an Sandsubstrate zeigen (MAZZUCCO 1997). *Lasioglossum brevicorne* und *Nomioides variegatus* wurden in diesem Zusammenhang bereits erwähnt. Aber auch die Frühlings-Seidenbiene *Colletes cunicularius*, im Norden und Westen Europas als typischer Sandbewohner eingestuft (WESTRICH 1989, MÜLLER et al. 1997, VEREECKEN et al. 2006), nistet im pannonischen Osten überwiegend in Lösswänden, lössig-lehmigen Südhängen und ähnlichen Substraten mit im Vergleich zu Sand unterschiedlichen thermischen Eigenschaften (K. M.).

Man kann also annehmen, dass die sorgfältige Wahl des Niststandortes das Erreichen der artspezifisch notwendigen Temperaturen und Feuchtigkeitsverhältnisse in den Brutzellen über eine Zeit, die den zügigen Abschluss der dynamischen Entwicklungsstadien (siehe unten) ermöglicht, gewährleisten soll. Wahrscheinlich noch wichtiger ist die Beeinflussung von Verhalten (TAUTZ et al. 2003) und Kurzzeitlernen und -gedächtnis (JONES et al. 2005), wie sie bei der Honigbiene festgestellt wurden, durch die Entwicklungstemperaturen, da Verhaltensplastizität, Lernen und Gedächtnis eine zentrale Rolle in der Überlebensstrategie von Bienen spielen. Nur hoch eusoziale Bienen und Hummeln verfügen über Mechanismen der Mikroklima-Regulation im Nest (JONES & OLDROYD 2006, GARDNER et al. 2007).

Für die Bedeutung des Mikroklimas spricht auch das zähe Festhalten der Weibchen vieler Bienenarten am Neststandort, an dem sie selbst geschlüpft sind, der daher „erwiesenermaßen" die für die Entwicklung notwendigen Bedingungen bietet, oft über viele Generationen hinweg, soferne er sich nicht durch Pflanzensukzession oder menschliche Eingriffe verändert. Diese Philopatrie erspart dem Weibchen einer Bienenart, die hinsichtlich ihrer Entwicklung stenotherm ist, ein aufwändiges Suchverfahren mit ungewissem Ausgang und die prospektive Einschätzung von Substratbedingungen während der Imaginalentwicklung (ROSENHEIM 1990).

Die häufig bei verschiedensten solitären und sozialen Bienenarten vorkommenden Nestaggregationen (MICHENER 1974) entstehen einerseits aus dem geschilderten philopatrischen Verhalten heraus, können sich andererseits aber auch spontan (ROZEN & BUCHMANN 1990), z. B. nach Entstehung eines neuen potentiellen Niststandorts, bilden. Sie könnten ebenfalls ein Hinweis auf die Notwendigkeit der besonderen klimatischen Eignung eines gewählten Standorts als Nistplatz sein (z. B. POTTS & WILLMER 1997). Dabei ist zu berücksichtigen, dass durch die Nestposition nicht nur die mikroklimatischen Bedingungen für die Entwicklung gesichert sein sollen, sondern auch eine Synchronisation des Schlüpfens mit der Blütezeit der Hauptfutterquellen gewährleistet sein muss. MICHENER et al. (1958) halten eine „substrate limitation"-Hypothese nicht für ausreichend, aggregiertes Nisten zu erklären, gehen dabei aber mehr von der Substratbeschaffenheit als von mikroklimatischen Aspekten aus. Die Substrat-Limitation-Hypothese ist Teil eines Erklärungsversuchs, der allgemein die ungleichmäßige Verteilung von Schlüsselressourcen (z. B. auch Pollen und Nektar) zum Gegenstand hat (ALEXANDER 1974). Eine andere – allerdings kontroversiell diskutierte –Hypothese betrifft die mögliche Verringerung des Räuber- und Parasitoiddrucks (ALEXANDER 1974, ROSENHEIM 1990, WCISLO & CANE 1996, siehe auch Bemerkungen unter „Nestparasitismus"). Unserer Meinung nach ist auch die Vermeidung von Allee-Effekten durch Schaffung ausreichender lokaler Populationsgrößen mit dem Nebeneffekt einer ontogenetischen Synchronisation durch gleiches Mikroklima für die Entwicklung ein möglicher ultimater Faktor für das Zustandekommen von Nestaggregationen. Besonders bei Vorliegen von sl-CSD als Geschlechtsbestimmungsmechanismus wäre aggregiertes Nisten vorteilhaft. Diese Erklärungen schließen sich nicht wechselseitig aus. Verschiedene proximate Mechanismen des Entstehens von Nestaggregationen werden bei WCISLO & CANE (1996) diskutiert. In jedem Fall muss der Fitness-Gewinn durch aggregiertes Nisten größer sein als der -Verlust, der durch verstärkte intraspezifische Kompetition und leichtere Übertragung von Pathogenen entsteht (ROSENHEIM 1990). Studien über etwaige Änderungen der Nistweise (aggregiert vs. einzeln) über das Verbreitungsareal einer Art hinweg bzw. detaillierte Vergleiche zwischen den zahlreichen einzeln nistenden Arten und denen, die Nestaggtregationen bilden, im gleichen Gebiet sollten mehr Aufschlüsse über ultimate Gründe des aggregierten Nistens bringen.

Entwicklung

Eine solitäre univoltine Biene verbringt mit ihren Juvenilstadien 10-11 von 12 Monaten des Jahres, also zwischen 80 und 90 % ihrer gesamten Lebenszeit, in der räumlich fixierten, gerade der Größe der Imago entsprechenden Brutzelle und ist dort Temperaturen ausgesetzt, die durch das Mikroklima an der Oberfläche des Nestes,

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

mehr oder weniger stark gepuffert durch die thermischen Eigenschaften der gesamten Zell- und Nestummantelung, zustande kommen. Für die Entwicklung sind diese Temperaturen aber nur während 1-2 Monaten von größerer Bedeutung, nämlich zu den Zeiten, in denen Wachstums- oder Umwandlungsvorgänge stattfinden, die erhöhte biochemische bzw. molekularbiologische Aktivität erfordern. Die Zeit der Larvalentwicklung und das Puppenstadium sind daher die Entwicklungsabschnitte mit der bei weitem höchsten Temperatursensitivität. Die Pufferung gegen größere Temperaturschwankungen durch die Nestanlage ist wohl in dieser Zeit besonders wichtig. Die richtige Balance der Feuchtigkeit hingegen ist auch während der Ruhezeiten von Bedeutung, weil einerseits Larven und Puppen bei zu großer Trockenheit leicht absterben, andererseits die hygroskopischen Nahrungsvorräte bei zu großer Feuchtigkeit zerfließen oder der Zellinhalt verschimmelt.

Aus dem Bienen-Ei schlüpft gewöhnlich schon nach 3-5 Tagen die Larve. Diese frisst innerhalb von 1-4 Wochen den Larvenproviant auf und erreicht das Stadium der Ruhelarve (Vorpuppe), in dem bei stark reduziertem Stoffwechsel eine allfällige Diapause (z. B. die Überwinterung) absolviert wird. Während der Diapause ist die Empfindlichkeit gegenüber Umwelteinflüssen, z. B. der Temperatur, stark herabgesetzt. Nach Beendigung der Diapause verpuppt sich die Ruhelarve. Während des Puppenstadiums wandeln sich die larvalen in die Imaginalstrukturen um und zu dieser Zeit wird die Ausprägung einiger Merkmale beeinflusst, die der Systematiker zur Unterscheidung nahe verwandter Taxa verwendet (z. B. Behaarung, Pigmentierung, Punktierung und Chagrinierung der Körperoberfläche). Vor etwa hundert Jahren war es unter Schmetterlingszüchtern beliebt, Puppen extremen Temperaturen auszusetzen und die daraus entstehenden farb- und zeichnungsvarianten Schmetterlinge als Aberrationen speziell zu benennen (z. B. LAMPERT 1907). Uns sind derartige Versuche mit Puppen solitärer Bienen nicht bekannt, doch wäre zu erwarten, dass deren Puppen unter einem derartigen experimentellen Regime insgesamt weniger Toleranz zeigen und eher absterben als Schmetterlingspuppen, damit auch weniger phänotypisch variieren.

Der geschilderte Ablauf der Entwicklung gilt zwar für den Großteil aller Bienenarten, doch gibt es auch Ausnahmen. Bei Arten gemäßigter Klimazonen, die im zeitigen Frühjahr fliegen, überwintern nicht die Vorpuppen, sondern die Imagines. Die gesamte Entwicklung wird also im gleichen Jahr abgeschlossen, die Adulten verlassen aber erst nach der Überwinterung ihre Zelle. Pittioni (unveröff.) berichtet von einem Männchen der Frühlings-Seidenbiene *Colletes cunicularius* aus dem Wiener Naturhistorischen Museum, das am 12. August in den Donauauen gefangen worden war, und vermeint, dass es „zu früh geschlüpft" sei, „wie dies ja auch bei anderen Apiden-Genera, z. B. *Andrena*, nicht selten vorkommt". Bei einigen Arten (*Ceratina* spp., *Xylocopa* spp.) schlüpfen die Imagines schon im Herbst, nehmen Nahrung zu sich, überwintern dann und beginnen erst im Frühjahr mit der Verpaarung und dem Nestbau. Die meisten Furchenbienen (*Halictus*, *Lasioglossum*) und Hummeln (*Bombus*) sowie deren Schmarotzerbienen *Sphecodes* und *Psithyrus* schlüpfen und paaren sich im Herbst, beginnen aber erst nach der Überwinterung als Imagines mit dem Brutgeschäft. Bienen-Imagines leben etwa 1-2 Monate, bei einigen eusozialen Furchenbienen und bei Hummeln beträgt die Lebensdauer der Eier-legenden Weibchen (Königinnen) etwa ein Jahr. Die Königinnen von *Lasioglossum marginatum* und *Apis mellifera* sind mehrjährig (5-6 Jahre), *Lasioglossum fratellum*-Weibchen sind offenbar zweijährig (FIELD 1996) und manche Xylocopinae leben bis zu drei Jahren (MICHENER 1990a).

Die Zahl der pro Jahr ausgebildeten Generationen ist bei manchen Arten über das Verbreitungsareal hinweg flexibel, bei anderen feststehend. Manchmal ist die Generationenfolge nicht geklärt bzw. wird offenbar eine erste oder zweite Generation nur teilweise gebildet. Die Fähigkeit zum Überliegen, d. h. die Verlängerung der Ruhephase um ein Jahr oder mehrere Jahre, finden wir so wie bei vielen anderen Insekten auch bei Bienen. Bei Megachiliden, die künstliche Nistkästen annehmen, kann dies leicht festgestellt werden. MÜLLER et al. geben für diese Arten den Prozentsatz der Überlieger mit 1-60 % an. Schwieriger ist Überliegen bei Arten zu ermitteln, die im Erdboden nisten. Hier helfen manchmal indirekte Hinweise. Die Nistplätze von *Camptopoeum friesei* sind z. B. zur Flugzeit der Imagines in manchen Jahren völlig überschwemmt, die Biene erscheint dann nicht, fliegt aber im darauf folgenden Jahr an den gleichen Stellen in gewohnter Häufigkeit (K. M.). DANFORTH (1999) hat das Überliegen der terrikolen Wüstenbiene *Macrotera portalis* in Arizona eingehend untersucht. Nur annähernd die Hälfte der Ruhelarven verpuppte sich unter optimalen Bedingungen im ersten Jahr, das Überliegen dauerte maximal drei Jahre, unter den schwersten Ruhelarven fanden sich die meisten Überlieger. Der Autor wertet die Fähigkeit zu überliegen als eine Strategie der Risikostreuung („bet hedging"), die das Überleben in Lebensräumen mit jährlich schwankender Ressourcenlage sichern soll, Bedingungen, die in Mitteleuropa auch auf viele oligolektische Bienenarten zutreffen. Zu den bekanntesten Überliegern bei Schmetterlingen gehören bezeichnenderweise Ruderalarten wie die beiden Beifuß-Mönche *Cucullia absinthii* und *C. artemisiae*.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Entwicklungsprozesse unterliegen grundsätzlich chemischen und physikalischen Gesetzen, daher sind sie neben der Quantität und Qualität der Larvennahrung auch durch Temperatur und Feuchtigkeit beeinflussbar. Die Auswirkung der Temperatur auf die Geschwindigkeit biochemischer Prozesse und die Stabilität und Flexibilität molekularbiologischer Strukturen wurde bereits im Kapitel 3.1.1 abgehandelt. Demnach wird es auch für die Larvalentwicklung und für die Metamorphose im Puppenstadium ein artspezifisches Temperaturoptimum sowie ein mehr oder weniger breites Intervall geben, in dem die Entwicklung zu einem bestimmten Phänotyp normal abläuft. Der Phänotyp eines Organismus wird im Verlauf der Entwicklung durch eine mehr oder weniger präzise Abfolge von Zellteilungen, -wanderungen, -determinationen und -differenzierungen, ausgelöst durch den qualitativ richtigen Einfluss in der quantitativ richtigen Dosierung zur richtigen Zeit und am richtigen Ort, bestimmt, wobei Stoffgradienten, Gewebs- und Zellwechselwirkungen zu positionsabhängiger Qualität und Quantität der Genexpression in den Zellen führen. Ein geringes Maß an phänotypischer Variation entsteht bereits durch Zufallsschwankungen in den Entwicklungsabläufen. Ein weiterer Anteil ist genetisch bedingt und wird durch Mutationen in Entwicklungsgenen sowie cis-regulatorischen Elementen, von denen aus die Expression des im DNA-Strang nachfolgenden Gens gesteuert wird, und Transskriptionsfaktoren, die die cis-regulatorischen Elemente aktivieren, hervorgerufen. Ein großer Teil ist jedoch durch externe Faktoren bewirkt und wird dann phänotypische Plastizität genannt. Diese kann je nach ihrer Auswirkung auf die Fitness entweder durch Abpufferung der externen Einflüsse (Bienennester!) oder durch physiologische Regulationsmechanismen minimiert oder aber zugelassen und für adaptive Zwecke genutzt werden. Ändern sich Phänotypen graduell mit gradueller Änderung eines externen Einflusses, spricht man von Reaktionsnormen, wenn aber durch Umwelteinflüsse zwei oder mehr diskrete Phänotypen ohne intermediäre Formen entstehen, liegt Polyphänismus vor. Polyphänismus kann zwei verschiedene Ursachen haben: entweder werden verschiedene Individuengruppen einer Art durch diskrete Unterschiede eines Umweltfaktors beeinflusst, wie z. B. die beiden Generationen des Landkärtchen-Schmetterlings (*Araschnia levana*), oder ein kontinuierlich schwankender Umweltfaktor bewirkt bei Erreichen eines Schwellenwerts das Umschalten von einem Entwicklungsweg zu einem anderen (NIJHOUT 2003). WEST-EBERHARD (2005) hält phänotypische Plastizität für eine Voraussetzung zur Entstehung adaptiver Veränderungen, wobei genetische Akkomodation (NIJHOUT 2003) von Schwellenwerten in der Folge das Auftreten eines vorteilhaften Phänotyps fixiere.

Phänotypische Variabilität ist bei Bienen meist nicht besonders auffallend, jedoch qualitativ und quantitativ in Taxon-spezifischer Weise vorhanden. Die Größe einer Biene ist als Reaktionsnorm durch die Futtermenge bestimmt, die ihr als Larve zugeteilt war. Sie schwankt gewöhnlich innerhalb einer Bienenart nicht so stark wie bei den nächstverwandten Grabwespen, weil Pollen und Nektar besser portionierbar sind als ganze Arthropoden, die Larvennahrung der Grabwespen, daher die Zuteilung zu den Brutzellen gleichmäßiger erfolgen kann. Gewollte Unterschiede bestehen bei der Verproviantierung von Brutzellen mit Eiern verschiedenen Geschlechts dann, wenn ein Sexualdimorphismus in der Größe der Imagines vorliegt. In vielen Taxa sind die Männchen kleiner als die Weibchen und haben dementsprechend weniger Larvenproviant zugeteilt bekommen. Diploide Männchen erhalten allerdings als „gedachte" Weibchen eine Weibchen-Portion Proviant und sind daher häufig größer als ihre haploiden Artgenossen. Bei der Wollbiene *Anthidium manicatum* sind die Männchen oft mehr als doppelt so groß wie die Weibchen, es gibt allerdings auch Männchen von Weibchen-Größe und Übergänge zwischen den Extremen. Die großen Männchen besetzen und verteidigen Territorien, die kleinen wandern herum, d. h. die Paarungsstrategie ändert sich mit der Größe. Größere Territoriumsbesitzer paaren sich öfter als kleinere (STARKS & REEVE 1999). Die Entscheidung eines Weibchens, wie viel Proviant es einem männlichen Ei zuteilt, hat also nicht nur Auswirkungen auf die Größe des adulten Männchens, sondern auch über dessen Verhalten und Paarungserfolg und damit auch über seinen eigenen Fortpflanzungserfolg. Alternative Paarungsstrategien sind im Tierreich verbreitet (GROSS 1996).

KIM & THORP (2001) stellten bei *Megachile apicalis* einen Saison-Dimorphismus in der Größe fest: Die Weibchen der ersten Generation waren größer und legten mehr, aber mit weniger Proviant versehene Eier, die Weibchen der Sommergeneration waren dementsprechend kleiner und legten weniger, dafür aber besser verproviantierte Eier. Wie unter 3.1.1. ausgeführt, überhitzen kleinere Individuen einer Art während des Fluges bei hohen Umgebungstemperaturen weniger leicht als größere. Dementsprechend nimmt die Größe bei manchen Arten mit großer Nord-Süd-Erstreckung ihres Verbreitungsareals (z. B. *Megachile apicalis*, *M. deceptoria* – K. M.) im Einklang mit der Bergman'schen Klimaregel mit sinkenden Durchschnittstemperaturen deutlich zu. Bei anderen Arten (z. B. *Anthidium septemdentatum*, *Andrena flavipes*, *A. ovatula* – K. M.) kann allerdings über mehrere Breitengrade hinweg kein statistisch signifikanter Größenunterschied gefunden werden (K. M.).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Besonders bedeutsam für adaptive Evolution ist die allometrische Variation von morphologischen Strukturen. Allometrisches Wachstum ist dadurch gekennzeichnet, dass ein Wachstumsimpuls während der Entwicklung (*z.* B. durch vermehrt zur Verfügung stehendes Futter) sich auf die drei Dimensionen einer anatomischen Struktur ungleich auswirkt, wodurch neue Proportionen entstehen. Das Potential für allometrisches Wachstum ist bei den Bienenarten recht unterschiedlich. EBMER (1974) stellt grafisch die Variation der Gesichtsform (Länge vs. Breite) bei den Weibchen dreier nahe verwandter *Lasioglossum*-Arten (*fulvicorne*, *subfulvicorne*, *fratellum*) mit mäßiger Variabilität dar. In der genannten Reihenfolge werden die Gesichter relativ länger, wobei die Indizes sich bei den Weibchen nicht überschneiden, bei den Männchen jedoch schon. Dies deutet auf eine Vernischung zwischen den drei teils syntop vorkommenden Arten annähernd ähnlicher Größenklasse bezüglich der Form der besuchten Blüten hin. Lange, schmale Gesichter ermöglichen besser die Nutzung von Röhrenblüten als kurze, breite. Die Furchenbiene *Lasioglossum morio* ist andererseits in der Gesichtsform so variabel, dass man bei den gegensätzlichen Extremen versucht ist, Zweifel an der Zugehörigkeit zur gleichen Art zu hegen. Dies verringert die intraspezifische Konkurrenz, indem verschiedenen Individuen verschiedene Blütenformen präferieren können. In Gattungen, in denen Arten mit wenig variablen langen, schmalen Gesichtern oder zuminderst verlängerten Wangen auftreten (*z.* B. *Lasioglossum*, *Colletes*, *Eucera*), finden sich meist auch Arten mit großer Variabilität der Gesichtsproportionen, was für eine Präformation der Fähigkeit zu allometrischem Gesichtswachstum in der Gattung spricht, die in einzelnen Fällen adaptiv genutzt und genetisch akkomodiert wurde. Im Sinne West-Eberhards scheint hier adaptive Evolution an vorgegebener allometrischer Variabilität anzusetzen (WEST-EBERHARD 2003).

Ein bemerkenswerter und gut dokumentierter Fall von Polyphänismus durch allometrisches Wachstum liegt im Männchen-Dimorphismus der nordamerikanischen Biene *Macrotera portalis* (Fam. Andrenidae) vor. Die Art nistet kommunal, wobei bis zu 30 Weibchen ein Nest benützen, jedoch jeweils nur ihre eigenen Zellen versorgen. In den Nestern befinden sich darin geschlüpfte, großköpfige, jedoch auf Grund reduzierter Flugmuskulatur flugunfähige Männchen, die sich mit den Weibchen vor deren Eiablage zu paaren suchen und dabei untereinander Kämpfe austragen, die bis zum Tod führen können. Eine zweite Männchen-Form hat kleine Köpfe, ist flugfähig und verlässt nach dem Schlüpfen sofort das Nest. Diese Männchen suchen auf Blüten nach Weibchen (DANFORTH 1991a, b). Eine vergleichende Untersuchung, bei der sieben andere Arten der Gattung *Macrotera* einbezogen wurden, ergab, dass allometrisches Kopfwachstum mit artspezifisch unterschiedlichem Koeffizienten auch bei den anderen Arten vorhanden ist, dort aber zu einer kontinuierlichen Variation, also einem Männchen-Polymorphismus führt (DANFORTH & DESJARDINS 1999). Die Autoren sehen im Männchen-Dimorphismus bei *Macrotera portalis* einen abgeleiteten Zustand, der aus dem Männchen-Polymorphismus einer ancestralen Art durch Selektion gegen die im Kampf um Weibchen nicht konkurrenzfähigen Zwischenformen entstanden ist. Da größere Männchen disproportional größere Köpfe haben und die Größe einer Biene von der Menge des Proviants abhängt, der ihr als Larve zur Verfügung gestanden hat, hätten Weibchen die Möglichkeit, mit der Menge des einem Männchen-Eies zugeteilten Proviants zu entscheiden, ob sie großköpfige, aggressive, stationäre oder kleine, dispergierende Männchen erzeugen wollen, dies in ähnlicher Weise, wie die Weibchen von Arten mit Sexualdimorphismus in der Größe die Futtermenge in einer Zelle nach dem Geschlecht des zu legenden Eies zuteilen. Die Selektion gegen intermediäre Männchen würde daher beim Verproviantierungsverhalten der Weibchen ansetzen können. Als ultimaten Faktor für die Entstehung des Männchen-Dimorphismus bei *Macrotera portalis* vermuten DANFORTH & DEJARDINS (l.c.) die Dichte der Weibchen, weil sie meinen, dass bei höherer Weibchen-Dichte im Nest aggressivere Männchen im Vorteil seien. Strikter Männchen-Dimorphismus scheint bei Bienen sehr selten aufzutreten, dokumentiert ist er nur in einer weiteren Bienenfamilie (Halictidae) bei *Lasioglossum hemichalceum* (KUKUK & SCHWARZ 1988).

Auch die Pigmentierung kann bei manchen Arten einer phänotypischen Variation unterliegen. *Andrena cineraria*, *A. limata*, *A. pilipes* u.a. zeigen mit Zunahme der Durchschnittstemperaturen als Reaktionsnorm eine Zunahme der Flügelpigmentierung. Ein Polyphänismus der Gesichtsbehaarung tritt bei den beiden Generationen von *Andrena minutula* auf: die Frühlingsgeneration hat ein mehr oder weniger schwarz behaartes Gesicht, der Sommergeneration fehlen schwarze Gesichtshaare. Die Schwärzung der Gesichtsbehaarung ist auch bei einigen anderen *Andrena*-Arten variabel, die proximaten Gründe dafür sind jedoch nicht so offenkundig wie beim vorigen Beispiel. Farbvarianten innerhalb einer Population treten bei einigen Hummelarten und bei einigen Arten der Gattung *Anthophora* auf, auch in diesen Fällen sind jedoch die Ursachen ungenügend erforscht. Wohl genetisch bedingt ist das Auftreten von Männchen-Merkmalen in Form einer Weißfleckung des Nebengesichts bei Weibchen einiger östlicher Populationen von *Andrena schencki* und die komplette Schwarzfärbung beider Geschlechter von *Andrena scita*, einer Art mit ansonsten rotem Hinterleib, in Teilen des östlichen Bereichs ihrer Verbreitung.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Sozialverhalten

Artspezifische Niststandorte, die in der Landschaft nur in endlicher Zahl, lokal begrenzt und diskontinuierlich zur Verfügung stehen, stellen einen Dichte-abhängigen Selektionsfaktor dar. Die Tendenz zu Nestaggregationen und die Fähigkeit zu gemeinsamer Benützung von Nestern durch verschiedene Weibchen (kommunales Nisten) verringert den Selektionsdruck durch diesen Faktor, erhöht aber gleichzeitig die intraspezifische Kompetition um Pollen und Nektar, einer weiteren Ressource mit Dichte-abhängiger Selektionswirkung. Aggregiertes und kommunales Nisten wird nur dann die Fitness steigern, wenn die Futterressourcen (Futter = Larvennahrung) innerhalb des Aktionsradius der Bienen nicht limitierend wirken. Dies ist dann der Fall, wenn sie in deutlich größerer Menge, als es dem Bedarf der Aggregation entspricht, zur Verfügung stehen und nicht zu sehr durch interspezifische Konkurrenz dezimiert werden. Durch Polylektie und Vergrößerung ihres Aktionsradius kann eine Bienenart evolutiv das zur Verfügung stehende Futterangebot vergrößern, eine Steigerung der Sammeleffizienz z. B. durch höhere Sammelgeschwindigkeit und größere Mengen transportierten Pollens pro Sammelflug (Megachiliden, *Dasypoda*) verbessert die interspezifische Konkurrenzfähigkeit.

Erheblich steigern könnte ein Bienenweibchen seine Konkurrenzfähigkeit und damit seine Fitness auch, wenn es ihm gelänge, uneigennützige, d. h. nicht auf eigene Fortpflanzung bedachte Helfer für das Futtersammeln und die Brutpflege zu gewinnen. Genau dies ist bei der Evolution eusozialen Verhaltens gelungen. Unter Eusozialität versteht man das Zusammenwirken von kooperativer Brutpflege, Generationenüberlappung und Arbeitsteilung bei der Reproduktion. Wie bereits in Kap. 2.1 ausgeführt, scheint die Evolution von Eusozialität durch das genetische System der Haplodiploidie gefördert zu werden. Im Verlauf der Bienenevolution ist offenbar Eusozialität mindestens achtmal unabhängig voneinander entstanden. Sie tritt uns heute bei den Bienen in zwei verschiedenen Formen gegenüber: einer einfacheren, manchmal im Schrifttum als „primitiv" bezeichneten, und einer fortgeschrittenen, hoch entwickelten Form.

Als primitiv eusozial bezeichnet man Arten mit solitärer Nestgründungsphase, meist einjährigem Staat, geringen morphologischen Kastenunterschieden, beschränkt auf die Größe, und Fehlen bestimmter Formen höherer Verständigung und Kooperation. Fortgeschrittene Eusozialität ist gekennzeichnet durch eine soziale Gründungsphase des Staates, mehrjährige Staaten, große morphologische Kastenunterschiede und hochkomplexe Verständigungs- und Kooperationsformen zwischen den Mitgliedern eines Nestes. Zur ersten Gruppe gehören die Hummeln (Bombini) und einige Gruppen der Furchenbienen (Halictinae) sowie in schwächerer Ausprägung die Xylocopinae (Allodapini, Xylocopini, Ceratinini) und wenige Arten von Euglossini. Die Gruppe der hoch eusozialen Bienen umfasst die artenreichen Stachellosen Bienen (Meliponini) sowie die wenigen Arten der Honigbienen (Apini) (WILSON 1971, MICHENER 1974).

Neben den hochsozialen Formen und den Hummeln haben in den letzten Jahrzehnten die Halictinae bezüglich ihrer Sozialstrukturen das meiste Forschungsinteresse auf sich gezogen. Von den über 3.500 beschriebenen Arten sind annähernd 830 eusozial (MICHENER 2000, BRADY et al. 2006). Dadurch ist eine breite Palette verschiedener artspezifischer Ausformungen eusozialen Verhaltens gegeben, die reiches Studienmaterial für die Erforschung der Evolution des Sozialverhaltens bei Bienen bietet (siehe MICHENER 1990b). Eusozialität ist innerhalb der Halictinae dreimal unabhängig voneinander entstanden und hat sich im Verlauf der Phylogenese innerhalb der drei eusozialen Kladen auch mehrfach wieder zurückgebildet (DANFORTH 2002). Darüber hinaus wurden eine Reihe von Arten gefunden, die sowohl eusoziale als auch solitär nistende Populationen aufweisen, darunter *Lasioglossum calceatum* (SAKAGAMI & MUNAKATA 1972), *Lasioglossum albipes* (PLATEAUX-QUÉNU 1992), *Halictus rubicundus* (EICKWORT et al. 1996, SOUCY & DANFORTH 2002) und *Halictus sexcinctus* (RICHARDS et al. 2003). Die solitären Populationen dieser Arten fliegen in kühleren Klimazonen mit kürzerer „bienentauglicher" Jahreszeit, die eusozialen in Bereichen mit längeren Sommern. *Halictus sexcinctus* nistet in Mitteleuropa solitär, in südgriechischen Populationen kommen als einziges bisher bekanntes Beispiel dieses Typs sozialer Polymorphie eusoziale und kommunale Niststrukturen nebeneinander vor (RICHARDS et al. 2003). Während die hoch entwickelte Eusozialität der Apini und Meliponini in der Kreidezeit während der Frühzeit der Bienenevolution vor mehr als 65 Millionen Jahren entstanden sein muss und irreversibel zu sein scheint, ist die primitive Eusozialität der Halictinae nach DNA-Sequenz-Studien erst 20-22 Millionen Jahre alt und noch sehr labil. Die Ursprünge der Sozialstruktur der drei eusozialen Kladen der Halictinae scheinen in eine Periode der globalen Erwärmung gefallen zu sein (BRADY et al. 2006).

Bei Arten mit primitiver Eusozialität verhält sich das nestgründende Weibchen zunächst wie eine solitäre Biene, beendet aber die Brutpflege nicht mit der Verproviantierung der Brutzellen, der Eiablage und dem Verschluss des Nestes, sondern geht zu subsozialem Verhalten über, d. h. es kontrolliert und betreut weiterhin das Nest bis zum Schlüpfen der neuen Imagines. Die Fähigkeit zu subsozialem Verhalten ist nach LINKSVAYER &

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

WADE (2005) eine Voraussetzung für die Evolution von Eusozialität. Das System der Subsozialität böte die Möglichkeit der progressiven Fütterung der Larven und damit der Verteilung der Last des Futtersammelns auf einen größeren Zeitraum, was bei starker interspezifischer Konkurrenz um Pollen und Nektar ein Vorteil sein könnte. Diese evolutive Möglichkeit ist aber nur bei den hoch eusozialen Honigbienen, in verschiedenem Ausmaß bei den primitiv eusozialen Hummeln und Allodapini genützt worden, bei allen anderen Bienen wird, soweit bekannt, die Gesamtmenge des zur Larvenentwicklung nötigen Futters vom Weibchen vor der Eiablage, zumindest vor dem Schlüpfen der Larve, bereitgestellt. Möglicherweise bestehen bei vielen Arten thermophysiologische Hemmnisse, die Flugzeit zu verlängern. Honigbienen und Hummeln sind gute Thermoregulierer und können auch in Gebieten mit starken jahreszeitlichen Temperaturschwankungen mit Ausnahme des Winters das ganze Jahr über fliegen, Allodapini sind als tropische bis subtropische Arten meist nicht mit großen jahreszeitlichen Temperaturschwankungen konfrontiert, sodass bei diesen Gruppen durch eine jahreszeitliche Verlängerung der Flugaktivität keine thermophysiologischen Probleme entstehen.

Der nun schlüpfende Nachwuchs besteht im Normfall aus Töchtern mit unterentwickelten Ovarien, die als Arbeiterinnen die Betreuung weiterer Generationen übernehmen, während das Gründerweibchen sich nun als „Königin" nur mehr der Eiablage und der Beeinflussung bzw. Aktivierung ihrer Arbeiterinnen widmet, meist auch das Nest nicht mehr verlässt. Mit dem Eintritt dieser Generationenüberlappung und Arbeitsteilung ist die Phase der Eusozialität erreicht. In Gebieten mit stärkeren jahreszeitlichen Temperaturschwankungen sind die zur wärmeren Jahreszeit fliegenden Arbeiterinnen mehr oder weniger deutlich kleiner als die zur kühleren Jahreszeit flugaktiven Geschlechtstiere (MICHENER 1990b), was thermophysiologisch das Problem der Ausdehnung der Flugaktivität über Jahreszeiten mit unterschiedlichen Temperaturcharakteristika lösen hilft. Die nächste oder übernächste, im Herbst schlüpfende Generation, alles noch Kinder des Gründerweibchens, sind dann wieder (normal große) Geschlechtstiere, mit denen ein neuer Zyklus beginnt. Die Dauer eines Zyklus beträgt also in Klimazonen mit Jahreszeiten bei den meisten Arten ein Jahr. Durch die Steigerung der Konkurrenzfähigkeit um Futterressourcen über die Gewinnung reproduktiv uneigennütziger Helfer und zeitlicher Erstreckung der gesamten Sammelaktivität der Kolonie, damit einer Vergrößerung des Angebots an Futterressourcen, gelingt es einem Gründerweibchen, wesentlich mehr Nachkommen in der nächsten Geschlechtsgeneration pro Jahr zu erzielen als ihr dies bei solitärer Lebensweise möglich gewesen wäre.

Eine bemerkenswerte Ausnahme von der Jährlichkeit der Koloniezyklen in gemäßigten Klimazonen zeigt die Furchenbiene *Lasioglossum marginatum*. Bei ihr dauert ein Koloniezyklus entsprechend der Lebenszeit der Königin 5-6 Jahre, die Futtersammelaktivität ist auf wenige Wochen im Frühjahr beschränkt, in der übrigen Zeit ruhen die Tiere im Nest. Gegen Ende des Zyklus entstehen Geschlechtstiere. Nur die Männchen verlassen im Herbst das Nest und suchen frisch geschlüpfte Weibchen in anderen Nestern. Verpaarte Weibchen werden im nächsten Frühjahr zu Nestgründerinnen (PLATEAUX-QUÉNU 1959, WESTRICH 1989). Bei dieser Art finden Futterflüge nur zu einer Jahreszeit statt, Königin und Arbeiterinnen sind an der Größe nicht zu unterscheiden.

Von dem geschilderten theoretischen Ablauf der Entstehung primitiv eusozialer Kolonien gibt es in der Realität viele Abweichungen, die individuell oder in verschiedenen Populationen bzw. Arten, temporär oder ständig, in bestimmten Prozentsätzen der Kolonien oder allgemein auftreten, zufallsbedingt, ökologisch oder durch sonstige Einflüsse verursacht sein können (siehe z. B. WYMAN & RICHARDS 2003). Bei manchen dieser Variationen ist die Definition der Eusozialität nicht mehr erfüllt. Wenn Individuen der gleichen Generation gemeinsame Brutpflege betreiben, jedes Weibchen jedoch aktive Ovarien hat und Eier legt, d. h. keine Arbeitsteilung in der Reproduktion besteht, nennt man die Struktur quasisozial. Semisozial ist eine Bienenkolonie mit gemeinsamer Brutpflege und Arbeitsteilung in der Reproduktion, die aus Tieren der gleichen Generation besteht, also keine Generationenüberlappung aufweist. Semisozialität entwickelt sich oft bei ansonsten eusozialen Arten vorübergehend bei der Nestgründung oder wenn das Gründerweibchen ausfällt und durch eine Arbeiterin ersetzt wird, bei manchen Halictinae ist sie aber konstitutiv (DANFORTH 2002). Quasisoziale Episoden treten selten auf und münden meist in eine semisoziale Struktur. Bei manchen Arten der Gattung *Ceratina* entwickeln sich alle drei Arten des Zusammenwirkens von Weibchen bei der Brutpflege, quasisozial, semisozial und eusozial, alternativ aus präreproduktiven Überwinterungsgesellschaften, wobei die Kolonie meist nicht mehr als zwei Weibchen umfasst. Quasi- und semisoziale Kolonien wurden auch bei manchen Allodapini, z. B. *Exoneura bicolor*, festgestellt (MICHENER 1990a).

PAXTON et al. (2002) untersuchten die soziogenetische Organisation von 18 Kolonien der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum*, der Art mit der höchst entwickelten Eusozialität unter den primitiv eusozialen Halictinae (WESTRICH 1989), vermittelst Mikrosatellitenanalyse der adulten weiblichen Insassen und Puppen. Alle Kolonien hatten im Einklang mit früheren Untersuchungen nur eine Königin. Die Königinnen waren fa-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

kultativ polyandrisch. Manche Insassen einer Kolonie waren untereinander nicht verwandt, am wahrscheinlichsten wegen der Übernahme des Nestes durch ein anderes Weibchen in der Frühphase des Koloniezyklus vor dem Schlüpfen der Arbeiterinnen. Arbeiterinnen, die nicht von der regierenden Königinnen abstammten, waren im Stande, befruchtete Eier zu legen, die sich in Gegenwart der Königin erfolgreich zu Weibchen entwickelten. Die von der Königin abstammenden Arbeiterinnen taten dies nie.

Zum Verständnis der Sozialität ist in Erinnerung zu rufen, dass Bienen eine hervorragende Riechfähigkeit besitzen, für Insekten bemerkenswert lernfähig sind und ihr differenziertes Verhalten äußeren Gegebenheiten anpassen können. Die Riechfähigkeit begründet sich auf eine große Zahl von verschiedenen Geruchsrezeptoren (OR). Die Honigbiene besitzt 163 funktionelle OR-Gene und etwa ebenso viele Glomeruli im Antennallobus, mehr als doppelt so viel wie *Drosophila* (ROBERTSON & WANNER 2006). Neuronen mit dem gleichen Typ Geruchsrezeptor münden in denselben Glomerulus (JACQUIN-JOLY & MERLIN 2004). Mit dieser sinnesphysiologischen Ausstattung sind Bienen in der Lage, Pflanzenarten über ihre Duftbouquets zu unterscheiden und zu lokalisieren (GALIZIA & MENZEL 2001), ja sogar verschiedene Genotypen einer Blütenpflanze zu erkennen (WRIGHT et al. 2002). Sie registrieren olfaktorisch Fußabdrücke von Art- bzw. Gattungsgenossen auf Blüten und verschwenden dadurch keine Zeit auf einen vergeblichen Besuch (GOULSON et al. 1998, ELTZ 2006), sind darüber hinaus sogar imstande, individuelle Duftmarken von Artgenossen auf Blüten zu erkennen und damit möglicherweise auf Dominanzverhältnisse zu reagieren (GILBERT et al. 2001). Olfaktorische Signale spielen die Hauptrolle bei der Geschlechterfindung und Beurteilung der Paarungsbereitschaft von Weibchen durch die Männchen (AYASSE et al. 2001, SIMMONS et al. 2003), sie können maßgebend für die Erkennung des eigenen Nestes sein (WCISLO 1990, 1992, BENNET et al. 2006) und ermöglichen bei sozialen Bienen die Unterscheidung von Nestangehörigen und Nest-fremden Artgenossen sowie die Einschätzung des Verwandtschaftsgrades zwischen Individuen einer Art (MICHENER & SMITH 1987, INOUE et al. 1999). Intra- und interspezifische Signale werden hauptsächlich durch Kohlenwasserstoffe vermittelt, die in verschiedenen Mischungen mit wenigen Haupt- und zahlreichen Nebenkomponenten verschiedener Kettenlänge und verschiedenen Substituenten entweder die Kutikula imprägnieren oder von verschiedenen exokrinen Drüsen sezerniert werden (HOWARD & BLOMQUIST 2005). Dieses System ermöglicht auch Variationen der Duftbouquets zwischen Individuen und damit Individualität.

Die Möglichkeit, zu lernen und Erfahrungen zu nutzen, wurde hauptsächlich an der Honigbiene (ZHANG et al. 2006) und Hummeln (siehe CHITTKA & RAINE 2006), untersucht. ZHANG et al. (2006) kommen zu dem Schluss, dass „…the bee with a tiny brain possesses a sophisticated memory, and is able to remember tasks within a temporal context. Honey bees can thus „plan" their activities in time and space, and use context to determine which action to perform and when." Verhalten ist also bei Bienen zum Teil von Erfahrungen abhängig. Diese Variabilität ergänzt die phänotypische Plastizität des Verhaltens als Reaktion auf Umwelteinflüsse während der Entwicklung, wie wir sie bei den Paarungsstrategien der Männchen von *Macrotera portalis* und *Anthidium manicatum* kennengelernt haben. Die Möglichkeit der Einpassung des Verhaltens an Umweltbedingungen durch die beiden genannten Mechanismen ist bei K-Selektanten wie den Bienen mit geringer Vermehrungsrate und geringer genetischer Variabilität z. T. eine Alternative zur verringerten genetische Anpassungsfähigkeit. Vergleichende systematische Untersuchungen von Sinnesphysiologie, Lernen und Verhalten, dieser für die Evolution so bedeutsamen Merkmale, fehlen leider – wohl wegen der experimentellen Schwierigkeiten der Haltung vieler Bienen in Gefangenschaft – fast völlig. Die Ausprägung der damit zusammenhängenden Fähigkeiten wird jedoch je nach Lebensweise und Ökologie von Art zu Art bzw. zwischen den Taxa verschieden sein. Z. B. finden viele Bienenarten die Eingänge zu ihren Nestern nicht über den Geruchssinn, wie oben angeführt, sondern rein optisch (INOUYE 2000).

Wie kommt es zur Kastenbildung bei den primitiv eusozialen Arten und warum ist die Ovarialentwicklung bei der ersten Tochtergeneration des Gründerweibchens gehemmt? Durch die Kastenbildung bei eusozialen Bienen ist das Prinzip der Arbeitsteilung bei der Reproduktion verwirklicht. Bei den primitiv eusozialen Halictinae laufen in der Solitärphase der nestgründenden Weibchen zunächst alle zur Reproduktion gehörenden Verhaltensweisen (Verpaarung, Nestbau, Anlage von Zellen, Futtersammelflüge und Verproviantierung der Zellen, Eiablage, Verschluss der Zellen) in der richtigen zeitlichen Reihenfolge ab. Mit dem Übergang zur eusozialen Phase, d.h. mit dem Schlüpfen der Töchter, kommt es in beiden Kasten, der nunmehrigen Königin und den Arbeiterinnen, zu Ausfällen in dieser Verhaltensabfolge. Bei der Königin sind manche Nestbauaktivitäten wie die Anlage von Zellen, besonders aber deren Verproviantierung unterdrückt, bei den Arbeiterinnen treten eben diese Aktivitäten heterochron auch ohne vorherige Verpaarung und Ovariolenenreifung auf.

Eiablage in nicht selbst gebaute und verproviantierte Zellen, d.i. das Herauslösen und Verselbständigen der

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Eiablage aus einem Kontext von Verhaltensabläufen, kommt außer bei eusozialen Arten nur bei nestparasitischen Bienen vor. Die Fähigkeit dazu ist wohl für die Evolution in beide Richtungen eine Voraussetzung. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass auch ein anderes Verhaltenselement mancher brutparasitischer Bienen, das Auffressen fremder Eier, in eusozialen Bienengesellschaften bei Auftreten von Reproduktionskonkurrenz zwischen Weibchen oder Arbeiterinnen mit entwickelten Ovarien verbreitet ist (RÖSELER & van HONK 1990, ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA 1990). Eine evolutive Weiterententwicklung dieser Verhaltensweisen ist die Produktion von „Nähreiern" für die Königin durch Arbeiterinnen (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA 1990). Man könnte vermuten, dass kommunales Nisten, Eusozialität und Brutparasitismus drei alternative Wege der Evolution zur Ausnützung optimaler Niststandorte sind, wobei mit der Aquisition von Eusozialität oder Brutparasitismus auch das durch eine Konzentration reproduzierender Bienen am selben Ort entstehende Problem der intraspezifischen Futterkonkurrenz gelöst wird. Tatsächlich kommen zusätzlich zur solitären Lebensweise alle drei genannten Lebensformen bei den Halictinae alternativ nebeneinander vor (MICHENER 1990b, BRADY et al. 2006).

Der reguläre Ablauf der weiblichen Reproduktionsaktivitäten erfolgt nach einem Programm, das durch komplexe interne Regulationsmechanismen unter Einschluss bestimmter hormoneller Konstellationen und durch externe Auslöser gesteuert wird. Viele molekularbiologische und biochemische Details dieser Kaskade sind noch wenig bekannt, so dass auch die Bedingungen für eine Entkoppelung der einzelnen Schritte theoretisch nicht benannt werden können. Bei den primitiv eusozialen Bienen ist Folgendes zu beobachten: Mit dem Schlüpfen der Töchter eines Gründerweibchens, aber auch bei Gründung einer semisozialen Struktur durch zwei oder mehrere Weibchen entsteht zwischen den Weibchen eines Nestes eine Rangordnung, die bei den Halictinae durch bestimmte Verhaltensweisen etabliert wird. Das präsumptiv dominante Tier, offenbar immer das älteste Weibchen, erreicht seine Stellung in der Rangordnung durch agonistisches Verhalten, z. B. durch leichte Kopfstöße bei Begegnung mit Nestgefährtinnen. Auch das mehrere Zentimeter weite rasche Rückwärtslaufen in den engen Gängen des Nestes bei Begegnungen ist ein Attribut der Dominanz. Nach Etablierung der Rangordnung nehmen agonistische Auseinandersetzungen ab. Die nunmehr subordinaten Mitglieder der Gemeinschaft, die Arbeiterinnen, haben gelernt, das dominante Tier, ihre Königin, jetzt am Individualgeruch zu erkennen und versuchen, direkte Kontakte mit ihm in unterschiedlichem Ausmaß – der nächsthöchste Rang mehr, die niedrigsten Ränge weniger – zu vermeiden. Die Stellung einer Biene in der Rangordnung wirkt sich auf die Ovarialentwicklung aus: je niedriger der Rang, desto weniger entwickelt das Ovar. Mit dem Rang der Königin sind neben der vollkommenen Ovarialentwicklung und den Verhaltensweisen der Dominanz auch das Einstellen der eigenen Futtersammelflüge, eine längere Lebensdauer und ein hohes Maß an Aktivität im Nest verbunden. Diese Rastlosigkeit treibt offenbar die Arbeiterinnen zu mehr „Fleiß" an, da diese bei Verlust der Königin ihre Aktivität stark reduzieren. Auch unter den Arbeiterinnen ist das Verhalten nach der Rangordnung differenziert. Die in der Rangordnung nach der Königin nächste Arbeiterin hat bei den Halictinae das am zweitweitesten entwickelte Ovar. Sie hält sich mehr im Nest auf und führt weniger Futtersammelflüge durch als die niedrigeren Ränge. Sie versieht vornehmlich die Position der Wächterin im Nesteingang, wodurch sie weniger in direkten Kontakt mit der Königin kommt. Bei Verlust der Königin springt sie als Ersatzkönigin ein und verhält sich dann genau so wie eine Gründerkönigin, nimmt die Dominanz-Verhaltensweisen an und legt normal Eier und wenn sie vorher verpaart war, auch weibliche. Die durch die Dominanz der Königin induzierte Hemmung der Ovarialentwicklung inklusive der damit zusammenhängenden Verhaltensänderungen ist also reversibel, wenn sie nicht zu lange währt. Verpaart können Arbeiterinnen manchmal deshalb sein, weil in der ersten Filialgeneration der Gründerkönigin in artspezifisch verschiedenem, meist jedoch sehr geringem Prozentsatz auch Männchen vorhanden sein können, die sich mit Arbeiterinnen paaren. Arbeiterinnen können bei manchen Arten auch in erheblichem Umfang an der Produktion von Männchen-Eiern in der letzten (Geschlechts-)generation beteiligt sein, was damit erklärt wird, dass wegen der dann erreichten Größe der Kolonie der supprimierende Einfluss der Königin auf die Ovarialentwicklung der Arbeiterinnen nachlässt oder die Königin bereits gestorben ist (zusammengefasst nach MICHENER 1990b). Bei Hummeln ist die Differenzierung der Arbeiterkaste viel ausgeprägter als bei den Halictinae. Sie bilden in dieser Hinsicht einen Übergang zu den hoch eusozialen Formen. Die Tiere, die Futter sammeln, haben aber auch bei ihnen den niedrigsten Rang und das am wenigsten entwickelte Ovar (RÖSELER & van HONK 1990).

Das Alter ist der wichtigste prädisponierende Faktor für die Rangordnung. In einer Kolonie mit Gründerweibchen und ihren weiblichen Nachkommen wird daher immer das Gründerweibchen die Königin sein, die weiblichen Nachkommen verbleiben als Arbeiterinnen im Nest. Bei manchen Arten kann ein Teil der geschlüpften Tiere das Nest auch verlassen, sich paaren und später, meist nach Diapause, selbst ein Nest gründen (YANEGA 1988, MICHENER 1990b). Gibt es in einem Nest mehrere Gründerweibchen oder wird eine Königin

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

durch eine Arbeiterin ersetzt, so können andere Faktoren wie z. B. die Größe für die Dominanzentwicklung entscheidend sein. Da Größe durch die Futtermenge, die der Larve zur Verfügung steht, entschieden wird, wird damit die Entstehung einer Prädisposition in das Larvenstadium verlegt.

Bei den Bienentaxa mit hoch entwickelter Eusozialität wird im Gegensatz zu den primitiv eusozialen Arten die Kaste eines adulten Weibchens durchwegs im frühen Larvenstadium festgelegt, und zwar entweder durch Unterschiede in der Qualität des Futters (Weiselfutter bei *Apis*) oder über genetische Prädisposition bzw. Quantität des Futters (bei Meliponini – ENGELS & FONSECA-IMPERATRIZ 1990). Auch bei Hummeln, die auch in dieser Hinsicht einen Übergang von der primitiv eusozialen zur hoch eusozialen Lebensweise bilden, wird die Kaste durch den vermuteten Einfluss eines von der Königin stammenden Pheromons bereits im frühen Larvenstadium bestimmt (PEREBOOM et al. 2005). Pheromone der Königin spielen bei den hoch eusozialen Bienen eine entscheidende Rolle bei der Steuerung der Kolonie. Die Differenzierung der Arbeiterkaste ist viel stärker ausgeprägt als bei den primitiv eusozialen Arten, die Aufgaben ändern sich bei den Honigbienen mit dem Alter einer Arbeiterin nach einem feststehenden Programm (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA 1990).

Zusammenfassend lässt sich über die Entwicklung zur Eusozialität anhand der Beobachtungen an primitiv eusozialen Taxa, die sich noch in dynamischer Mikroevolution befinden, Folgendes sagen: Voraussetzung für die Entstehung von Generationenüberlappung und damit zusammenhängender Kastenbildung und Arbeitsteilung in der Reproduktion ist das Verbleiben im Nest und Aufrechterhalten bestimmter Pflegearbeiten zunächst solitärer Gründerweibchen bis zum Schlüpfen der nächsten Generation (Subsozialität). Mutationen, die subsoziales Verhalten bewirken, sind bei Gruppen mit geringer genetischer Variation und daher geringem genetischem Adaptationspotential besonders vorteilhaft, da sie die Überlebensrate früher Entwicklungsstadien erhöhen und damit die Fitness der Brutpflegerin steigern (LINKSVAYER & WADE 2005). Es sei daran erinnert, dass vorteilhafte Mutationen bei Haplodiploiden, besonders bei geringen effektiven Populationsgrößen bzw. unter Inzucht wie im Fall der Bienen, schneller fixiert werden und weniger leicht durch Drift verloren gehen als bei Diplodiploiden.

Beim ersten Nachwuchs eines Furchenbienen-Gründerweibchens, dessen Aufwachsen von ihm noch als Solitärbiene betreut wurde, ist das Geschlechterverhältnis stark bis ganz zu Gunsten von Weibchen verschoben. Diese bleiben gewöhnlich nach dem Schlüpfen im Nest. Es gibt allerdings einige Arten, bei denen schon in dieser Generation einige Weibchen das Nest verlassen, sich verpaaren und – oft nach einer Diapause – zu neuen Gründerweibchen werden. In Klimazonen ohne ausgeprägte Jahreszeiten kann die Anzahl solcher Weibchen bis zu 50 % ansteigen. Etwa im gleichen Ausmaß steigt dann die Zahl der Männchen in der Generation (Beispiele bei MICHENER 1990b). Die letzte Generation im Koloniezyklus besteht zur Gänze aus Geschlechtstieren, die das Nest verlassen, soferne eine Jährlichkeit im Zyklus besteht.

Die Prädisposition zum Verbleiben im Nest wird bei Hummeln durch die Kastenbestimmung im Larvenstadium festgelegt. Bei Halictinae scheint die Körpergröße, die ja ebenfalls im Larvenstadium durch die verfügbare Futtermenge bestimmt wird, eine Prädisposition für das Verlassen als zukünftiges Gründerweibchen oder Bleiben als Arbeiterin darzustellen. Bei den hinsichtlich Größe gleichen *Lasioglossum marginatum*-Weibchen ist es die Verpaarung, die den Ausschlag für das weitere Schicksal gibt. Im Detail sind aber die proximaten Mechanismen, die den weiblichen Nachwuchs im Nest halten und zu Arbeiterinnen werden lässt, noch nicht geklärt.

ANDERSSON (1984) und ALEXANDER et al. (1991) vermuten, dass der Vorteil, erprobte Neststandorte für die Aufzucht nutzen zu können, einen Selektionsdruck zumVerbleiben im Nest ausübt. Bei den mehrjährigen Xylocopini und Ceratinini, bei denen die Arbeiterin des ersten Jahres nach dem Ableben der Königin im zweiten Jahr das Nest für die Aufzucht des eigenen Nachwuchses benützt (MICHENER 1990a), kann dies direkt zutreffen, bei den Halictinae indirekt nur dann, wenn die soziogenetische Situation für die Arbeiterinnen einen „inclusive fitness"-Vorteil (HAMILTON 1964) bietet. Das Verbleiben im Nest wird auch durch Kasten-prädisponierende Faktoren wie geringe Größe gefördert.

Die im Nest verbleibenden Töchter sind ab nun maternaler Manipulation, meist aus agonistischem Verhalten bestehend, ausgesetzt, wodurch Dominanz-Subordinationsverhältnisse induziert werden. Diese bewirken, dass über die Mediation von Hormonkonstellationen physiologische und Verhaltenskaskaden der Reproduktion entkoppelt und kastenspezifisch umprogrammiert werden, wodurch bei der nunmehrigen Arbeiterkaste heterochron, d. h. präreproduktiv, Verhaltensweisen der Brutpflege induziert werden. Kastenunterschiede lassen sich daher an Unterschieden in der Genexpression erkennen, und zwar erstmals schon ab dem Zeitpunkt, zu dem sie induziert worden sind (EVANS & WHEELER 1999, PEREBOOM et al. 2005). Dies ist eine bemerkenswerte Form von Entwicklungspolyphänismus, die sich zunächst auf physiologische und Verhaltensmerkmale beschränkt und erst bei den hoch entwickelten Eusozialen auch zu morphologischen Unterschieden führt.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Die Fähigkeit zur Rekrutierung von uneigennützigen Hilfskräften bei der Reproduktion verleiht der Mutter einen großen Konkurrenzvorteil bei der Kompetition um Futterressourcen und hilft, einen günstigen Niststandort optimal auszunützen, was sich in einer gegenüber solitärer Lebensweise größeren Nachkommenschaft an Geschlechtstieren widerspiegelt (siehe STROHM & BORDON-HAUSER 2003) und damit eine doppelt positive (Neststandort, Futterressourcen) Dichteabhängige Selektion bewirkt. Der Vorteil besteht nur dann, wenn aus klimatischen Gründen eine Verlängerung der Nistsaison möglich ist.

Andere Sichtweisen der Eusozialität gehen nicht vom Fitness-Zuwachs der Mutter, sondern von dem der Töchter aus: So wurde lange Zeit als ultimate Ursache für die Entwicklung eines altruistischen Verhaltens bei der Eusozialität die genetische Asymmetrie im Mutter-Tochter- und Schwester-Schwester-Verhältnis angesehen, die bei Haplodiploiden gegeben ist: Schwestern haben zu 75 % identische Gene, zwischen Mutter-Tochter gibt es aber nur 50 % genetische Übereinstimmung, daher sollte das Interesse einer Tochter größer sein, Schwestern groß zu ziehen als ihren eigenen Nachwuchs, weil damit mehr der eigenen Gene in die nächste Generation weitergegeben werden (kin selection, inclusive fitness-Theorie, HAMILTON 1964). Diese Erklärung wurde später von vielen Autoren in Frage gestellt, weil Brüder zu Schwestern nur zu 25 % genetisch verwandt sind (zu 50 % bei Diploiden) und daher kein Interesse von Schwestern an deren Aufzucht bestehen könnte, ferner das kin selection-System nur bei strenger Monandrie des Gründerweibchens funktionieren kann, eine Bedingung, die nicht immer gegeben ist (CROZIER & PAMILO 1996, LINKSVAYER & WADE 2005, darin weitere Literatur und ausführliche Diskussion). Nach SMITH (1987) hängt die Subordination und damit die Bereitschaft von Arbeiterinnen, an ihrer Königin vorbeizukriechen, ebenso vom Verwandtschaftsgrad ab wie das Ausmaß der Aggression der Königin gegen Arbeiterinnen. Zur Königin weniger verwandte Arbeiterinnen zeigten stärkere Ovarialentwicklung als näher verwandte. CANT & FIELD (2005) entwickelten ein kin selection-Modell für Dominanzhierarchien, in dem Rangordnung, Hilfsaufwand und Fitness-Kosten der Mitglieder zum Reproduktionserfolg des dominanten Tiers in Beziehung gesetzt werden

Wie die vorher besprochenen Untersuchungsergebnisse über die soziogenetische Struktur von Kolonien der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum* von PAXTON et al. (2002) zeigen, können in deren Nestern auch Tiere vorkommen, die von anderen Eltern abstammen als ihre Schwestern, eine Situation, die de facto brutparasitische Elemente enthält, ohne aus Brutparasitismus entstanden sein zu müssen. Ein intraspezifischer Brutparasitismus wurde von PACKER (1986) bei *Halictus ligatus* vermutet, von MICHENER (1990b) wurden seine Beobachtungen jedoch als „inconclusive" relativiert. Dennoch scheint gerade *Halictus ligatus* eine Art zu sein, bei der in einem Nest ein größeres genetisches Spektrum an Individuen vorhanden sein kann (MICHENER 1990b). WCISLO (1987) zitiert weitere Beispiele für intraspezifischen Brutparasitismus, FIELD (1992) gibt eine Übersicht über Ausmaß und Form von intraspezifischen Brutparasitismen bei Wespen und Bienen. Umfangreichere vergleichende Untersuchungen der soziogenetischen Zusammensetzung von Furchenbienen-Kolonien nach der Methodik von PAXTON et al. (2002) wären notwendig, um die Frage nach dem Verwandschaftsgrad, bei dem eine Verhaltensbeeinflussung des Phänotyps eines Individuus durch ein anderes möglich ist und damit eusoziale Strukturen entstehen können sowie Fragen nach den Ursprüngen bestimmter Formen des Brutparasitismus zu klären. Manches deutet darauf hin, dass der Verwandtschaftsgrad zwischen Königin und Arbeiterinnen, zumindest die Kompatibilität bestimmter entwicklungsgenetischer Strukturen, die Leichtigkeit der Ausbildung einer Dominanz-Subordinations-Struktur beeinflusst und damit ab einer gewissen genetischen Distanz die Ausbildung von Eusozialität verhindert und die Entstehung von Brutparasitismus erleichtert. Es stellt sich auch die Frage nach etwaigen artspezifischen Unterschieden in der Toleranz gegenüber wachsender genetischer Distanz.

Primitive Eusozialität bietet viele interessante Aufschlüsse über das Zusammenspiel von Entwicklungsplastizität und Evolution (WEST-EBERHARD 1986). Sie scheint allerdings eine größere Rolle bei allochroner Artveränderung als bei synchroner Artbildung zu spielen.

Nestparasitismus

Während der Großteil der Hymenopteren seine Eier einfach auf oder in die potentielle Larvennahrung legt und sie dann ihrem Schicksal überlässt, verbergen Aculeaten ihren Nachwuchs in eigens dafür konstruierten oder rekrutierten Nestern und versehen diese mit dem nötigen Larvenfutter. Sie entziehen ihn damit nicht nur Wetterunbillen, sondern auch dem hohen Räuber- und Parasitoiddruck, dem freilebende Larven ausgesetzt sind. Als Folge der verringerten Larvenmortalität kann die Zahl der gelegten Eier reduziert werden. Es findet damit eine Umschichtung der Ressourcenallokation der Bienenweibchen von der Zahl der Nachkommen auf Schutzmaßnahmen für die Brut mit dem Gewinn gleichmäßiger Entwicklungsbedingungen statt. Gleichmäßige, definierte Entwicklungsbedingungen sind möglicherweise für die Neuralentwicklung von Bedeutung. Wenn auch durch dieses System die Anzahl der Feinde, die di-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

rekt oder indirekt den Nachwuchs dezimieren, deutlich verringert wird, so schaffen es doch einige Spezialisten, manchmal auf komplizierte Weise in die Nester von Bienen zu gelangen und dort als Brutparasiten ihre Wirte mehr oder weniger stark zu schädigen.

In den Nestern finden sich zwei Arten von Gütern, die für Brutparasiten von Interesse sein können: die Larven der Wirte und deren Nahrungsvorräte. Demnach gibt es Parasitoide bzw. Räuber, die sich von den Larven ernähren, und Kleptoparasiten, die die Larvennahrung auffressen (=Raub- und Futterparasiten nach MÜLLER et al. 1997). Auch Kleptoparasiten zerstören mit ganz wenigen Ausnahmen vor dem Verzehr der Larvennahrung das Ei oder die Larve des Wirtes, gegebenenfalls auch weitere anwesende Futterparasiten und beseitigen damit Konkurrenten. Manche Brutparasiten verzehren sowohl Larven als auch den Futtervorrat. Eine sorgfältig zusammengestellte Übersicht über die in Mitteleuropa vorkommenden Arten von Bienenfeinden und damit auch Brutparasiten sowie deren Wirtsspektrum und Lebensweise gibt WESTRICH (1989).

Über das Ausmaß der Brutparasitierung bei Bienen gibt es nur wenige systematische Untersuchungen und diese gewöhnlich bei Arten, deren Nisten experimentell manipuliert werden kann (Honigbiene, Hummeln sowie Arten, die künstliche Nisthilfen annehmen). Zahlreiche andere Berichte sind mehr anekdotischer Natur. Die festgestellten Parasitierungsraten sind außerordentlich verschieden und sehr von Faktoren wie dem Jahr, der Jahreszeit, dem Wetter, der Gegend, dem Biotoptyp, der Qualität des Habitats (ULBRICH & SEIDELMANN 2001), der Dichte der Wirte u.ä. abhängig. Die Wirtsdichte kann entweder negativ oder positiv mit dem Parasitierungsgrad korreliert sein (ROSENHEIM 1990, WCISLO & CANE 1996). Die erhöhte Nestdichte in künstlichen Nisthilfen führt gewöhnlich zu verstärkter Parasitierung (WESTRICH 1989).

MICHENER (1985) stellte die Hypothese auf, dass Erdnester, weil für Parasiten in einem zweidimensionalen Suchschema liegend, stärker parasitiert sein sollten als Nester in dreidimensionalen Strukturen. WCISLO & CANE (1996) können aus den vorliegenden Daten keine Bestätigung für diese These erkennen, auch eine detaillierte Analyse einschlägiger Literatur durch WCISLO (1996) brachte keine klaren Ergebnisse. Bienenlarven in Stängelnestern sind durch seitliches Anstechen mit dem Legebohrer auch für parasitoide Hymenopteren erreichbar, die Larven in Holz-, Löss- oder Erdnestern nicht parasitieren können (WESTRICH 1989), andere Nestparasiten hingegen (z. B. Ameisenwespen - Mutillidae) sind schon auf Grund der Flügellosigkeit ihrer Weibchen auf Erdnester angewiesen. Eine Wirtsspezifität von Nestparasiten ist selten, eine Lebensraumspezifität dagegen üblich, daher haben Bienen in unterschiedlichen Lebensräumen auch unterschiedliche Parasitenspektren.

Die verschiedenen Untersuchungen über das Ausmaß der Brutparasitierung von Bienennestern ergaben Parasitierungsgrade von 0-100 % der Zellen. Der Durchschnitt lag bei ca. 30 % (WCISLO 1996), am häufigsten wurden zwischen 10-30 % parasitierte Zellen festgestellt (PACKER 1988, MÜNSTER-SVENDSEN 2000, GONZALEZ et al. 2002, WYMAN & RICHARDS 2003 u.a.). In einigen Fällen wurde die Entwicklung der Brutparasitierung über mehrere Jahre hinweg verfolgt: WCISLO et al. (1996) fanden in einer Nestaggregation der nordamerikanischen *Dieunomia triangulifera* (Fam. Halictidae) in drei aufeinanderfolgenden Jahren einen Anstieg der befallenen Zellen von 11 über 19 bis zu 30 %, wobei der Hauptparasit von *Heterostylum* (Bombyliidae) zu *Rhipiphorus* (Meloidae) wechselte. In einer mehr als 500.000 Nester umfassenden Aggregation der Alkalibiene *Nomia melanderi* betrug die Parasitierungsrate durch *Heterostylum* mehr als 90 %. Im darauf folgenden Jahr war die Populationsgröße der Biene auf die Hälfte gesunken, die Parasitierungsrate fiel auf 50 %. Im dritten Jahr blieb die Populationsgröße stabil und nur mehr 30 % der Zellen waren von *Heterostylum* befallen (BOHART et al. 1960). Der nordamerikanische Ölkäfer *Tricranya stansburyi* befiel 15 Jahre lang die Brutzellen der in Löchern nistenden *Osmia lignaria* zu 1-3,7 %, im 16., sehr trockenen Jahr stieg die Befallsrate auf fast 33 % (TORCHIO & BOSCH 1992).

Diese Beispiele zeigen deutlich die Dynamik des Brutparasitismus bei Bienen, dessen Abhängigkeit von Umweltfaktoren und Auswirkungen auf die Populationsentwicklung. Teilpopulationen der Wirte können unter bestimmten Bedingungen erheblich geschädigt (WESTRICH 1989), ja sogar ausgerottet werden (BATRA 1966, KROMBEIN 1967). An den Bienen-reichsten Stellen zweier niederösterreichisch/pannonischer Naturschutzgebiete, Oberweiden und Eichkogel, beide bekannt für ihren außerordentlichen Artenreichtum (Pittioni Mskr., MAZZUCCO & ORTEL 2001), traten Ende des letzten Jahrhunderts in großer Zahl Ölkäfer auf (*Meloë proscarabaeus* in Oberweiden, *M. scabriusculus*, *M. uralensis* und *M. rugosus* am Eichkogel). In den Folgejahren waren sowohl Arten- als auch Individuenzahlen der gefundenen Frühjahrsbienen mit wenigen Ausnahmen (*Colletes cunicularius*, *Lasioglossum marginatum*) stark reduziert, eine ganze Reihe von Arten war ganz verschwunden. Die wenigen gefangenen Bienen wiesen ausnahmslos einen starken Befall mit Triungulinus-Larven auf. Die auffallende Bienenarmut hält dort noch immer an, aber auch Ölkäfer werden nur mehr ganz vereinzelt und in sehr kleinen Exemplaren gefunden (K. M.).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Zweifellos übt der Nestparasitismus einen starken Selektionsdruck auf Bienen aus. Dieser Selektionsdruck kann jedoch bei einer Bienenart in verschiedenen Jahren, Regionen und Jahresgenerationen aus den bereits genannten Gründen in verschiedene Richtungen gehen. Die Vielfalt unspezifischer Brutparasiten von Bienen mit völlig unterschiedlichem Parasitierungsverhalten und die große Kontext-spezifische Variabilität der damit zusammenhängenden Selektionsdrücke führen dazu, dass die Evolution hauptsächlich an der von den meisten Brutparasiten genutzten Schwachstelle des Systems „Aculeatennest zum Schutz des Nachwuchses gegen Räuber und Parasiten" ansetzen kann. Diese Schwachstelle ist die Zeit der Verproviantierung des Nestes durch das Weibchen. In dieser Zeit sind sowohl Nesteingang als auch Zugänge zu Zellen offen sowie noch nicht verschlossene Zellen vorhanden, die Nestbesitzerin ist häufig abwesend und ein Brutparasit kann dann ungestört in das Nest eindringen und offene Zellen befallen. Eine Gegenstrategie kann nur in einer Verkürzung der Zeit der „offenen Tür" und einer Verlängerung der Anwesenheit relativ zur Abwesenheit der Nestbesitzer bestehen.

Tatsächlich werden die Eingänge der Nester Bodennistender Bienen meist nach Abschluss der täglichen Verproviantierungsflüge durch die Besitzerin von innen her verschlossen. Da die tägliche Flugaktivität mancher Arten sehr kurz sein kann und sich auf wenige Vormittagsstunden beschränkt, sind deren Nester die meiste Zeit vor dem Zugriff von Wirts-unspezifischen Parasiten, deren diurnale Aktivität viel länger als die der Biene dauert, geschützt. In einer aus mehr als 50 Nestern bestehenden dichten Aggregation der Hosenbiene *Dasypoda argentata* herrschte z. B. um 11 Uhr vormittags lebhaftes Kommen und Gehen der Bienen, um 14 Uhr wollte ich diese Besonderheit bei optimalem Wetter einem Freund zeigen: kein einziger Nesteingang war mehr kenntlich, die Fläche mit der Bienenaggregation unterschied sich in nichts von den benachbarten Sandflächen, der Freund glaubt mir noch heute nicht, dass dort Bienen nisteten (K. M.).

Nur wenige Arten verschließen den Nesteingang beim Verlassen vor jedem Futtersammelflug von außen (GEBHARDT & RÖHR 1987, WESTRICH 1989). Wahrscheinlich stehen Energiekosten und Fitnessgewinn eines solchen Verschlusses nur in seltenen Ausnahmen, z. B. bei weiten, langdauernden Futtersammelflügen und weichem Substrat, in einem günstigen Verhältnis zueinander, zumal manche Parasiten in der Lage sind, sich durch einen Verschluss durchzugraben (GEBHARDT & RÖHR 1987). Bienen, die Zellgruppen am Ende von Seitengängen des Nestes anlegen, füllen den Gang zu einer Zellgruppe nach deren Fertigstellung mit Erde auf und versiegeln damit Teile des Nestes so schnell wie möglich (MALYSHEV 1935). Die Anlage von zwei oder mehreren Nestern nacheinander durch ein Bienenweibchen könnte zumindest bei Erdnistern eine Methode der Risikostreuung, auch im Hinblick auf möglichen Brutparasitismus, sein (siehe auch BISCHOFF 2003). Eine solche Strategie kann nur dann evoluieren, wenn der Fitnessgewinn die Kosten für den zusätzlichen Arbeitsaufwand übersteigt. Das Verschließen des Nestes der primitiv eusozialen Halictinae in gemäßigten Klimaten nach jeder Versorgungsphase für 3-4 Wochen wird von MITESSER et al. (2006) anhand eines theoretischen Modells durch einen Fitnessgewinn, der durch verbesserten Schutz der Brut vor Parasitierung (Raub) relativ zum Produktionsverlust entsteht, begründet. Zu verschiedenen anderen Formen des Schutzes von Nesteingängen siehe WCISLO & CANE (1996).

Wenn das Nest unverschlossen ist, steigt die Wahrscheinlichkeit, dass eine Zelle parasitiert wird, mit der Zeit, in der sie offen und vom Weibchen unbewacht ist (SEIDELMANN 2006, DANFORTH & VISSCHER 1993, GOODELL 2003). Bienen benötigen weniger lang, eine Zelle zu verproviantieren und zu verschließen, wenn Larvenfutter in ausreichendem Maß in möglichst großer Nähe zum Nest und unter möglichst geringer interspezifischer Konkurrenz zur Verfügung steht (ULBRICH & SEIDELMANN 2001). Sie halten sich offenbar dann zwischen den Versorgungsflügen länger im Nest auf als bei schlechterer Habitatqualität (GOODELL 2003). Die Nistplatzwahl kann also nicht nur aus mikroklimatischen Gründen sehr heikel sein, sondern muss darüber hinaus auch eine spätere ausreichend rasche Versorgung der Nester mit Larvenproviant sicher stellen, um Fitnessverluste der Weibchen durch Brutparasitismus zu minimieren. Ist die „Habitatqualität" (ULBRICH & SEIDELMANN 2001) schlecht, wird bei Bienen, die in Löchern oder Pflanzenstängeln nisten und ihre Brutzellen hintereinander in Serie anordnen müssen (Linienbauten – WESTRICH 1989), das Geschlechterverhältnis zu Gunsten der kleineren, außen liegenden Zellen von Männchen verschoben (PETERSON & ROITHBERG 2006). Der Fitnessverlust der Nestbesitzerin wird bei steigender Parasitierung dadurch verringert, dass vermehrt Männchen-Zellen, die mit geringerem Energieaufwand errichtet werden als die innen liegenden Weibchen-Zellen, betroffen sind. SEIDELMANN (2006) sieht ganz allgemein den Grund für die Anordnung der – kleineren – männlichen Zellen bei Löcher- bzw. Stängel-nistenden Arten nach außen, also gegen den Nesteingang zu, in der physiologischen und anatomischen Abnützung der alternden Nestbesitzerinnen, durch die die Effizienz der Versorgungsflüge verringert, deren Dauer erhöht und damit eine Steigerung der Parasitierungsrate gegen Ende der Nestversorgung bewirkt wird. Eine Weiterentwicklung

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

dieses Systems scheint die Anlage einer Leerzelle als Abschluss des Linienbaues nach außen bei *Chelostoma florisomne* gegen die Parasitierung von *Sapyga clavicornis* zu sein. Die Wespe legt ihr Ei durch den äußeren Nestverschluss in die Leerzelle statt in eine Männchen-Zelle, die Larve muss darin verhungern (MÜNSTER-SVENDSEN & CALABUIG 2000).

Gegenüber Nestparasiten in der Nähe der Nesteingänge verhalten sich Solitärbienen gewöhnlich indifferent (WCISLO & CANE 1996). Im Nestinneren kann es aber zu aggressiven Auseinandersetzungen kommen. TORCHIO (1972) und WESTRICH (1989) berichten von Attacken der Nestinhaber gegenüber *Sapyga*-Arten. MÜLLER et al. (1997) bezeichnen die Beziehungen zwischen Wirt und Brutparasit als „von Aggressivität gekennzeichnet". Bei den Parasitenarten, die ihre Eier in den Wirtszellen deponieren, warten die Weibchen in der Nähe des Nesteinganges, bis der Wirt das Nest verlassen hat, um dieses dann zu inspizieren und eventuell darin Eier zu deponieren (GEBHARDT & RÖHR 1987, WESTRICH 1989). Ein derartiges Verhalten macht den Zusammenhang zwischen Dauer der Abwesenheit des Wirtsweibchens im Nest und dem Parasitierungsgrad plausibel.

Manche Kleptoparasiten finden Wirtsnester, indem sie pollenbeladenen Weibchen auf dem Flug zum Nest folgen, *z.* B. die Satellitenfliege *Leucophora* (Fam. Anthomyiidae) und andere Trabantenfliegen (Miltogramminae, Fam. Sarcophagidae). Die Bienen versuchen, mit Flugmanövern die Fliegen abzuschütteln, was *Andrena agilissima* mittels Zickzack-Flügen bei *Leucophora* häufig gelingt. Auch diese Fliege scheut sich, bei Anwesenheit von Bienen in das Nest zu schlüpfen bzw. verlässt es rasch wieder, wenn eine Biene zurückkehrt. *Andrena agilissima* nistet kommunal und bezieht daraus offenbar u.a. auch den Vorteil, dass durch häufige Anwesenheit von Bienen im Nest die Parasitierungsrate durch *Leucophora* sehr gering bleibt (POLIDORI et al. 2005). Mehrfach wurde hypothesiert, dass kommunales Nisten und Eusozialität durch Parasitendruck entstanden oder begünstigt worden sein könnten (WCISLO et al. 1988, LIN & MICHENER 1972). Die Funktion des „Wächters" in Nestern primitiv eusozialer Arten legt eine derartige Sicht nahe, scheint aber in erster Linie einer intraspezifischen Zugangskontrolle zu dienen (MICHENER 1990b). Durch kommunales Nisten könnte sich zwar unspezifischer Brutparasitismus verringern, gleichzeitig steigt jedoch die Gefahr eines intraspezifischen Parasitismus durch die enge Nachbarschaft nicht miteinander verwandter Weibchen in den Nestern (WARD & KUKUK 1998).

Einige Hauptgruppen von Kleptoparasiten werden von der Anwesenheit einer Biene im Nest nicht tangiert, weil sie nicht als Imagines ins Wirtsnest gelangen und dort Eier in Zellen legen, sondern als Larven: Ölkäfer (Meloidae) *z.* B. als winzige Triungulinus-Larven, die sich an die Nestinhaberinnen anklammern und auf diese Weise ins Nest transportieren lassen oder Bombyliidae, die als Larven ins Nest kriechen, nachdem deren Eier von den Weibchen in die Nähe der Nesteingänge geworfen worden waren. Andere Brutparasiten wiederum (*z.* B. *Sphecodes*) sind so aggressiv, dass Auseinandersetzungen mit den regulären Nestinsassen häufig mit deren Tod enden (WESTRICH 1989 und dort zitierte Literatur). Eine Strategie gegen den Brutparasitismus, die auf eine Verkürzung der „Öffnungszeiten" des Nestes oder eine Verlängerung der Anwesenheit eines „Aufpassers" im Nest setzt, kann daher den Druck durch unspezifische Parasiten nur verringern.

Wirt-Parasiten-Beziehungen tendieren im Verlauf der Evolution generell zu einem Gleichgewichtszustand, in dem der Wirt so wenig wie möglich geschädigt wird und damit als Art für den Parasiten weiterhin in ungeschmälerter Populationsstärke zur Verfügung steht. Je spezifischer die Wirt-Parasiten-Beziehung ist, desto leichter kann evolutiv ein Gleichgewicht entstehen. Zwischen Bienen und ihren meisten Brutparasiten ist wegen der mangelnden Spezifität des Verhältnisses ein solches Gleichgewicht schwer zu erzielen. Die Adaptibilität ist aus den bereits genannten genetischen Gründen bei einigen Brutparasiten (Dipteren, Coleopteren) größer als bei den Bienen, bei denen eher Verhaltensplastizität zu erwarten wäre. Wie gezeigt wurde, gerät das Wirt-Parasiten-Verhältnis auch immer wieder lokal aus dem Gleichgewicht und kann dann zu Populationszusammenbrüchen führen. Dieser Umstand begünstigt Metapopulationsstrukturen. Tatsächlich ist die Mehrzahl der Bienenarten in mehr oder weniger getrennten Teilpopulationen mit unterschiedlich starkem Austausch von Individuen organisiert. Bienen können bei Ausbreitung in neue Gebiete trotz geringer genetischer Vielfalt außerordentlich erfolgreiche Kolonisatoren sein, wenn die Brutparasiten „zurückgelassen" wurden (ALLEN et al. 2007). BISCHOFF (2003) beobachtete in einer Nestaggregation von *Andrena vaga* im Verlauf von 4 Jahren einen Rückgang der Population bei gleichzeitigem Anstieg der *Bombylius major*-Dichte und vermutete in dem von ihr festgestellten Verschwinden von 50 % der geschlüpften *A. vaga*-Weibchen vor Brutbeginn eine Abwanderung als Teil einer Risiko-Streuungs-Strategie, die zwar ultimat hauptsächlich durch die Instabilität der Nisthabitate von *A. vaga* verursacht sei, aber auch dem Anstieg der Parasitierung entgegenwirke.

Bienen sind nicht nur Opfer von Brutparasiten aus anderen Insektengruppen. Mindestens 2-3 Dutzend Mal ist Brutparasitismus auch innerhalb der Bienen unabhängig voneinander entstanden (MICHENER 2000). Et-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

wa 2500 parasitische Bienenarten sind derzeit weltweit bekannt (MICHENER 2000), der Anteil von Brutparasiten an der Bienenfauna steigt mit steigender Saisonalität des Klimas auf bis zu 25-30 % an (WCISLO 1987). Man unterscheidet zwischen Sozial- und Kleptoparasiten. Sozialparasiten übernehmen das Nest einer primitiv eusozialen Biene, indem sie die Königin entmachten, vertreiben oder töten und dann selbst als neue Königin fungieren. Sie durchlaufen keine Solitärphase, sondern nützen das Arbeitspotential der vorhandenen Arbeiterinnen, also der Töchter der Vorgängerin, um den eigenen Nachwuchs großziehen zu lassen. Es sind derzeit mehr als 50 obligat sozialparasitische Bienenarten bekannt, fast alle bei Hummeln und Allodapini, einige wenige auch bei Halictini (MICHENER 2000). Die große Mehrheit der parasitischen Bienen hat ein kleptoparasitische Lebensweise („Kuckucksbienen"). Sie legt Eier in verproviantierte Zellen und nutzt so die durch die Wirtsbiene geschaffene Infrastruktur für die Entwicklung des eigenen Nachwuchses. Brutparasitische Bienen sind entweder art- oder gattungsspezifisch, selten ist die Wirtsspezifität breiter.

Sozialparasiten sind phylogenetisch meist ganz nahe mit ihren Wirten verwandt, oft sogar die nächsten Verwandten (Regel von Emery), sodass eine Ableitung von den Wirten nahe liegt (MICHENER 2000). Auch bei einigen Kleptoparasiten ist dies der Fall. Als erste Stufe der Genese von parasitischen Bienenarten ist daher die Abspaltung einer parasitischen von einer nicht-parasitischen Form zu betrachten. Im Weiteren scheint für die Radiation der Parasiten neben allopatrischem Divergieren die Artbildung durch Wirtswechsel eine Rolle zu spielen (WCISLO & CANE 1996 und dort zitierte Literatur). Während aber Artbildung durch Wirtswechsel bei den Sozialparasiten selten ist und eigentlich nur bei den Hummeln (*Psithyrus*) bedeutsamer zu sein scheint, dürfte sie bei manchen Kleptoparasiten, insbesonders bei der Gattung *Nomada* mit ca. 800 Arten, hauptverantwortlich für die Artenfülle sein. Beide Formen der Artbildung könnten unter bestimmten Voraussetzungen sympatrisch ablaufen, wenngleich für die Ableitung der Parasiten von den Wirten auch allopatrische Modelle skizziert wurden (RICHARDS 1953, diskutiert in WILSON 1971, WCISLO 1987).

Nomada-Weibchen werden bei der Paarung mit einer Imitation des Duftes aus der Dufourdrüse des Wirtes konfrontiert, die das *Nomada*-Männchen aus seiner Mandibeldrüse sezerniert (TENGÖ & BERGSTRÖM 1976, 1977). Dufour-Drüsen-Sekrete werden von den Wirten zur Imprägnierung von Neststrukturen (*z.* B. Zellen) verwendet und markieren somit auch das Nest (MICHENER 2000, AYASSE & PAXTON 2002). Die wirtsspezifischen *Nomada*-Arten finden ihre Wirtsnester olfaktorisch (CANE 1983). Aus diesen Prämissen wurden verschiedene Hypothesen konstruiert, *z.* B. dass *Nomada*-Weibchen bei der Paarung den Nestgeruch ihres Wirtes über das Mandibeldrüsen-Bouquet des Männchens kennenlernen (Diskussion siehe MICHENER 2000). Die Duftbouquets der Bienen sind Mischungen verschiedener Komponenten, deren Zusammensetzung innerhalb gewisser Grenzen auch schwanken kann (BERGSTRÖM et al. 1982, AYASSE et al. 1990, 2001, VEREECKEN et al. 2007). Eine genetisch induzierte Änderung der Zusammensetzung des männlichen Mandibeldrüsen-Sekrets könnte auf die skizzierte Weise zu einem neuen Wirt führen. MICHENER (2000) hält allerdings derartige Spekulationen für wenig wahrscheinlich. Einige *Nomada*-Arten parasitieren bei mehreren *Andrena*-Arten (siehe WESTRICH 1989). Untersuchungen über die Mechanismen der Verbreiterung des Wirtsspektums sind bei diesen *Nomada*-Arten nicht durchgeführt worden.

In anderen kleptoparasitischen Bienengattungen (*z.* B. *Stelis*, *Coelioxys*, *Epeolus*) findet man Arten mit einem verbreiterten Wirtsspektrum häufiger als bei *Nomada*. Manchmal werden von solchen Arten auch Wirte stark unterschiedlicher Größe befallen. Die aus deren Nestern geschlüpften Kuckucksbienen können dann infolge der unterschiedlichen Futterportionen, die ihnen für die Entwicklung zur Verfügung gestanden haben, verschiedene Größenklassen bilden (MICHENER 2000), wie dies in Mitteleuropa am auffälligsten bei *Stelis punctulatissima* zu sehen ist (K. M.). PACKER et al. (1995) stellten zwischen zwei Größenklassen von *Coelioxys funeraria*, die aus zwei verschiedenen, syntop vorkommenden Wirten stammten, keinerlei genetische Differenzierung fest, sodass man von ungehindertem Genfluss zwischen ihnen ausgehen muss, obwohl den Beobachtungen nach verschieden große *Coelioxys* jeweils nur ihren Wirt zu attackieren schienen. Dieser Befund wird wahrscheinlich auch auf andere Kuckucksbienen mit mehreren verschieden großen Wirten übertragbar sein, soferne diese syntop oder zumindest sympatrisch vorkommen und der Unterschied nicht so groß ist, dass assortative (übereinstimmende) Verpaarung vermutet werden muss. Es gibt aber auch anders gelagerte Fälle. In der Gattung *Epeolus* sind verschiedene Wirtsformen mancher Arten nicht nur sehr verschieden groß, sondern über weite Bereiche auch nicht sympatrisch, und schon gar nicht syntop verbreitet. Im *Epeolus cruciger*-Komplex schmarotzt eine Form bei *Colletes succinctus*, eine andere, viel kleinere bei *C. marginatus* und eine dritte von der Größe der ersten bei *C. graeffei*. Die Wirtsbienen sind innerhalb der Gattung *Colletes* nicht näher miteinander verwandt, bewohnen verschiedene Habitate und ihre Verbreitung überschneidet sich nur selten. Nach dem derzeitigen Stand des Wissens ist ist die Parasitierung gerade dieser *Colletes*-Arten statt

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

vieler anderer, näher miteinander verwandter, durch *Epeolus „cruciger“* nicht erklärbar.

Eine ökologische Trennung zweier Formen finden wir in der Gattung *Parammobatodes*, Kuckucksbienen bei *Camptopoeum*, vor. Die beiden mitteleuropäischen *Camptopoeum*-Arten bewohnen völlig verschiedene Habitate, *C. frontale* nistet in Lösswänden, die halobionte *C. friesei* in Solontschak-Böden. Beide Lebensräume finden sich kaum nebeneinander. Die beiden *Parammobatodes*-Formen, *P. minutus* und *P. schmidti*, sind daher vermutlich weitgehend reproduktiv isoliert. In solchen Fällen, in denen der Genfluss zumindest stark reduziert sein müsste, hat Mikroevolution wahrscheinlich zu einer genetischen Differenzierung geführt, die aber noch nicht unbedingt bis zur Artbildung gediehen sein muss. Jede „Bearbeitung“ dieser Problematik sollte molekulare Methoden mit einschließen, da sich die morphologische Merkmale der Parasiten infolge der gleich bleibenden Lebensform und damit eines gleichbleibenden Selektionsdrucks vermutlich langsamer ändern als sinnesphysiologische und Verhaltens-Merkmale, die ausschlaggebend für den Wirtswechsel waren. Molekulare Marker, besonders selektionsneutrale, helfen daher am besten, eine allfällige genetische Differenzierung durch reproduktive Isolation aufzuspüren.

Während also die zweite Ebene der Artbildung, die Radiation von Parasiten, weil damit keine Änderung der Lebensstrategie verbunden ist, mit so geringen morphologischen Änderungen vonstatten geht, dass Artunterschiede oft durch phänotypische Variation verschleiert werden und die sichere Artbestimmung in vielen Gattungen von Kuckucksbienen nur durch Spezialisten oder gar nicht gelingt, ist die erste Ebene, die Evolution eines Parasiten aus einem Nichtparasiten, durch dramatische morphologische Veränderungen gekennzeichnet. Im Detail behandelt MICHENER (2000) die morphologischen „Anpassungen“, die die Veränderungen der Lebensstrategie vom Nestbauer zum Parasiten begleiten. Kurz zusammengefasst: Bei den weiblichen Imagines rudimentieren oder verschwinden Strukturen, die dem Pollensammeln und verschiedenen Bautätigkeiten im Nest dienen, dagegen werden Strukturen zum Schutz vor Aggressionen oder der Verbesserung der eigenen Durchsetzungsfähigkeit verstärkt. So ist z. B. das Integument der meisten Kleptoparasiten kräftiger und wirkt geradezu wie ein Panzer. Es ist anzunehmen, dass dadurch Wärmeabstrahlung, Konvektion und Evaporation beeinträchtigt sind, was nur teilweise durch den Verlust des Haarkleids ausgeglichen werden kann. Die Flugleistungen der Parasiten sind wohl auch in Zusammenhang damit geringer als die ihrer Wirte. Hohe Flugleistungen werden aber von Brutparasiten auch nicht benötigt. Bei den Larven bildet sich außer in den Fällen, in denen das Parasitenweibchen bereits das Wirtsei zerstört (*Sphecodes*!), ein temporäres „Mörderstadium“ heraus, in dem die heranwachsende Parasitenlarve sich fortbewegen und mit scharfen Mandibeln andere, um die Nahrung konkurrierende Larven töten kann. Auch in der Reproduktionsphysiologie sind konvergente Änderungen zu beobachten. Viele Nestparasiten haben im Vergleich zum plesiomorphen Zustand gleichzeitig mehr legereife Oozyten im Ovar, sodass mehrere Eier knapp hintereinander gelegt werden können (MICHENER 2000, ROZEN 2003). Die Zahl der Ovariolen ist bei den Nomadini größer als bei den meisten nestbauenden Arten. Die Eiablage erfolgt bei den Kleptoparasiten, die in noch offene Zellen legen, versteckt in den Zellwänden oder ähnlichen Zell-begrenzenden Strukturen, die Eier sind in diesen Fällen kleiner und im Expositionsbereich mit Tarn- oder Schutzoberflächen ausgestattet (ROZEN 2003).

Die Evolution der morphologischen Besonderheiten des Parasitenstatus scheint nach MICHENER (2000) sehr rasch zu erfolgen. Er erwähnt die Kuckucksbiene *Echthralictus*, ein parasitisches Derivat von *Homalictus*, beide nur auf Samoa vorkommend, und schließt aus der Entstehungsgeschichte Samoas, dass die Evolution von *Echthralictus* weniger als 2,6 Ma. gedauert haben muss. Angesichts der reduzierten Adaptierfähigkeit und Evoluierbarkeit von Bienen im allgemeinen (siehe Kap. 2.2) liegt die Vermutung nahe, dass zumindest teilweise präformierte Entwicklungsprogramme zur Expression einiger der Parasiten-Merkmale benutzt werden (phänotypische Plastizität, siehe WEST-EBERHARD 2003). Z. B. fand ROZEN (1984) Larvenstadien mit langen Mandibeln auch bei nicht-parasitischen Bienen, WUELLNER (1999) stellte mehrere legereife Oozyten im Ovar bei einer Gruppe von *Dieunomia triungulifera*-Weibchen fest, die möglicherweise als intraspezifische Kleptoparasiten fungierten. WCISLO (1999) vermutet in diesem Sinn die Expression von Männchen-Merkmalen bei Parasiten-Weibchen und findet in einem von ihm angestellten Vergleich zwischen dem Sozialparasiten *Lasioglossum asteris* und seinem Wirt *L. imitatum* Argumente für seine These (siehe auch WCISLO et al. 2004). MICHENER (2000) schlägt anhand des *Echthralictus*-Beispieles zur Klärung solcher Fragen einen Vergleich zwischen molekularer und morphologischer Evolutionsgeschwindigkeit vor, wobei er hofft, dass die molekulare Evolution gleichmäßiger erfolgt als die morphologische. Wie wir in der Einleitung ausgeführt haben, muss dies allerdings gerade während der Artbildung nicht der Fall sein (PAGEL et al. 2006).

Als eine mögliche Ausgangssituation für die Evolution zum obligaten Brutparasiten wird eine Tendenz zu intraspezifischem Nestparasitismus angesehen (siehe WILSON 1971, WCISLO 1987, MICHENER 2000). FIELD

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

(1992) unterscheidet sechs Varianten von intraspezifischem Parasitismus bei nestbauenden solitären Bienen und Wespen, wovon zwei für die Evolution des Brutparasitismus bei Bienen von Interesse sind: Nest-Usurpation (Nestraub, Aneignung von Nestern) und intraspezifischer Kleptoparasitismus.

Die Aneignung fremder Nester kommt bei solitären Bienen sowohl intra- (WCISLO 1987, WESTRICH 1989 u.v.a.) als auch interspezifisch vor (WESTRICH 1989) und ist ein Effekt der Kompetition um geeignete Neststandorte. Je knapper Nistmöglichkeiten relativ zu Nistplatz-suchenden Weibchen sind, desto eher wird es darüber zu kompetitiven Auseinandersetzungen kommen. Nestraub wurde allerdings auch in Situationen beobachtet, in denen kein Mangel an Nistmöglichkeiten herrschte (BOSCH & VICENS 2006, VIEIRA de JESUS & GARÓFALO 2000). Am häufigsten wurde die Usurpation von Nestern bei Arten festgestellt, die in natürlichen Hohlräumen (Käferfraßgänge, Mauerlöcher, hohle Pflanzenstängel etc.) nisten. Bei intraspezifischen Auseinandersetzungen um einen Nistplatz vertreibt fast stets das größere Weibchen das kleinere (BARTHELL & THORPE 1995, KIM 1997, BOSCH & VICENS 2006 u.a., weitere Literatur und Diskussion in ZOBEL & PAXTON 2007). Ist die Aneignung des fremden Nestes geglückt und der Vorbesitzer vertrieben, werden bereits vorhandene Zellen sowohl bei inter- als auch intraspezifischer Usurpation gewöhnlich überbaut, d.h. es wird nur die Ressource „Nistplatz" und nicht allfällig gelagertes Futter genützt (WESTRICH 1989 und darin zitierte Literatur). Diese Art des Nestraubs kann daher bei Solitärbienen nicht als Vorstufe zum Kleptoparasitismus angesehen werden.

Unter erdnistenden Bienen wurde Nestraub weniger häufig nachgewiesen als bei Grabwespen (FIELD 1992). WCISLO (1987) nimmt an, dass es Arten, die ihr Nest in der Erde ausschachten, seltener an geeigneten Nistplätzen mangelt als denen, die oberirdisch natürliche Hohlräume zu Nistzwecken adaptieren. Eine solche Annahme wird wegen der hohen mikroklimatischen Ansprüche vieler Bienen an den Neststandort nicht immer gerechtfertigt sein (WUELLNER 1999). Mit der Aneignung eines Erdnestes ist jedoch durch Wegfall der Grabetätigkeit auch eine erhebliche Energie- und Zeiteinsparung und damit ein gegenüber der Usurpation natürlicher Hohlräume zusätzlicher Fitnessgewinn verbunden. Der exakte Nachweis eines Nestraubs ist jedoch schwierig und fast nur in farbmarkierten Populationen möglich. Bei *Halictus scabiosae* wurde interspezifischer Raub von Erdnestern verschiedener Bienenarten, besonders *Lasioglossum nigripes*, beobachtet (KNERER & PLATEUX-QUÉNU 1967). Viele Erdnister zeigen eine Tendenz, Teile des mütterlichen Nestes wiederzubenützen (MALYSHEV 1935), was zu intraspezifischen Auseinandersetzungen führen könnte. Voraussetzung ist, dass im artspezifischen Verhaltensinventar intraspezifische Aggression und Rangordnungskämpfe, Dominanz und Subordination innerhalb eines Geschlechts vorgesehen sind. Dies muss nicht immer der Fall sein: Kommunal nistende Arten zeichnen sich dadurch aus, dass ihr intraspezifisches Aggressionspotential niedrig ist und Kooperationsbereitschaft unterschiedslos gegenüber allen Artgenossen geübt wird (PAXTON et al. 1999). Diese Eigenschaft unterdrückt anscheinend sowohl die Evolution zur Eusozialität als auch zum Brutparasitismus, wie das Beispiel der großen Bienenfamilie der Andrenidae vermuten lässt, die zwar viele kommunale, aber weder eusoziale Arten noch Brutparasiten hervorgebracht hat.

Intraspezifischer Kleptoparasitismus ist ebenso schwer nachweisbar wie Nestraub. In einigen Fällen wurde er aber direkt beobachtet (z.B. EICKWORT 1975, VIEIRA de JESUS & GARÓFALO 2000). Die parasitierenden Bienen brachen mit den Mandibeln eine leicht erreichbare Brutzelle des konspezifischen Wirtes auf, zerstörten das Wirtsei, legten ihr eigenes Ei in die Zelle und verschlossen diese wieder kunstgerecht ganz in der Weise, wie manche obligate Kleptoparasiten vorgehen würden. Dies zeigt, dass Verhaltensweisen der Reproduktionskaskade generell entkoppelt werden können und dann einzeln konditional abrufbar sind. Außerdem scheinen auch Verhaltenselemente wie das Eindringen in verschlossene Brutzellen der eigenen Art und das Zerbeissen fremder Eier genetisch präformiert in den Entwicklungsprogrammen vorhanden zu sein und in bestimmten Situationen der Eusozialität und des Kleptoparasitismus exprimiert werden zu können. Dies spricht für die Annahme von WEST-EBERHARD (1989, 2003), dass Verhaltensplastizität an der Basis vieler evolutiver Veränderungen steht und morphologischen Veränderungen voranschreitet. Ancestrale Verhaltenselemente können, wie man sieht, einzeln und artspezifisch in sehr verschiedene Handlungsabläufe eingebaut werden. Zu ergänzen ist, dass in den beobachteten Fällen von intraspezifischem Kleptoparasitismus die Bienenweibchen vor ihren parasitischen Aktionen eigene Zellen versorgt hatten, in diesen Fällen also ein Wechsel individuell von solitär Nest-versorgender Vorgangsweise zu Kleptoparasitismus erfolgt ist (VIEIRA de JESUS & GARÓFALO 2000).

In einigen Fällen wurde indirekt auf Vorliegen von Kleptoparasitismus geschlossen. So berichtete ROZEN (1984) von Nestern der dämmerungsaktiven amerikanischen Wüstenbiene *Ptiloglossa arizonensis*, in denen er Zellen mit zwei Eiern gefunden hatte. WCISLO (1987) schloss daraus auf das Vorliegen von intraspezifischem Kleptoparasitismus. Bemerkenswerter Weise haben die

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Larven dieser Bienenart Mandibeln, mit denen sie u. U. sogar Larven artfremder Kleptoparasiten (*Triepeolus*) zu töten imstande sind und auch Zweiteier der eigenen Art anzubeissen versuchen (ROZEN 1984). Bei den obligaten Kleptoparasiten zerstören vor der eigenen Eiablage nur die Weibchen der Arten die Wirtseier, deren Larven keine funktionstüchtigen Mandibeln aufweisen, bei den anderen beseitigen die Larven etwaige Konkurrenten. Sollte Wcislos Annahme richtig sein, wäre bei *Ptiloglossa* sogar Larven-morphologisch eine Situation gegeben, die die Entwicklung einer bestimmten Form des Kleptoparasitismus erleichtern würde. In der Familie Colletidae, zu denen *Ptiloglossa* gehört, sind allerdings bis jetzt keine Arten bekannt geworden, die sich zu Kleptoparasiten entwickelt haben.

WUELLNER (1999) beobachtete in einer großen Nestaggregation der nordamerikanischen *Dieunomia triangulifera* (Fam. Halictidae) zwei Verhaltensgruppen von Weibchen: die einen flogen pollenbeladen zielstrebig und regelmäßig ihre Nester an, um sie zu verproviantieren, die anderen suchten der Reihe nach verschiedene Nester auf, ohne Pollen in den Scopae geladen zu haben („searching bees"). Die zweite Gruppe war im Durchschnitt kleiner als die erste, hatte häufiger Pollen im Kropf und mehr reife Oozyten im Ovar als die erste. Die Autorin hält auf Grund der genannten Befunde diese Gruppe für intraspezifische Kleptoparasiten und die zwei verschiedenen Verhaltensweisen der *Dieunomia*-Weibchen für alternative Reproduktionsstrategien, wobei Kleptoparasitismus dann ausgeübt würde, wenn auf Grund einer Benachteiligung durch Größe, Alter etc. die Verproviantierung eines eigenen Nestes nicht effizient genug ausgeführt werden könnte. Diese Deutung würde gut zu den vorher geschilderten Fällen von Kleptoparasitismus passen, die an Weibchen, die bereits eigene Nester verproviantiert hatten und daher schon älter waren, beobachtet wurden. Die Verproviantierungseffizienz von Bienen-Weibchen sinkt aus verschiedenen Gründen mit steigendem Alter (SEIDELMANN 2006). Auch Tiere, die in der Größe nicht gut an die zur Flugzeit herrschenden Temperaturen angepasst, d. h. zu klein oder zu groß sind, sollten im Vergleich zu ihren „richtig" dimensionierten Artgenossinnen entweder weniger häufig Verproviantierungsflüge durchführen können, weil das Zeitfenster ihrer Flugaktivität aus thermophysiologischen Gründen kleiner ist, oder relativ zur Körpergröße geringere Pollenlasten tragen, um den erhöhten Energieaufwand für die Thermoregulation auszugleichen. Auch für diesen Fall sinkt die Effizienz, ein eigenes Nest zu verproviantieren. Sollte die Deutung der „searching bees" als Bienen mit alternativer, kleptoparasitischer Reproduktionsstrategie richtig sein, wäre bemerkenswert, dass bei ihnen eine reproduktionsphysiologische „Anpassung" von obligaten Kleptoparasiten, nämlich die gleichzeitige Reifung von Oozyten, präformiert ist.

Alle genannten Beispiele von intraspezifischem Kleptoparasitismus stammen aus Nestaggregationen. Aggregiertes Nisten scheint die Anwendung dieser alternativen parasitischen Reproduktionsstrategie zu erleichtern. Doch nicht bei allen aggregiert nistenden Bienen konnte intraspezifischer Kleptoparasitismus festgestellt werden. Beveridge unterzog die Weibchen von 31 Nestern der westaustralischen monandrischen Wüstenbiene *Amegilla dawsoni* samt ihrem 208 Präpuppen umfassenden Nachwuchs einer Mikrosatellitenanalyse und fand keinen Hinweis auf intraspezifischen Kleptoparasitismus (BEVERIDGE et al. 2006).

Bei primitiv eusozialen Bienen scheinen Nest-Aneignungen in der Gründungsphase der Nester häufig vorzukommen (Literatur in ZOBEL & PAXTON 2006). Zumindest bei *Lasioglossum malachurum* dürfte Nestraub nach Kampf aber selten sein. Trotz einer bemerkenswert großen Zahl von „searching bees" mit einem Verhalten ähnlich dem von der solitären *Dieunomia triangulifera* beschriebenen (WUELLNER 1999) blieben aggressive Auseinandersetzungen zwischen diesen und Nestbesitzerinnen selten. Erfolgreiche Nest-Usurpation wurde in zwei aufeinanderfolgenden Jahren nur in 3 bzw. 8 % der Fälle von Kontakt zwischen Nestbesitzerin und nestsuchendem Weibchen am Nest beobachtet (ZOBEL & PAXTON 2006). Die Autoren vermuten, dass die alternative Reproduktionsstrategie der „searching bees" sich auf Nester richtet, deren Besitzerin verunglückt ist. Ein Kleptoparasitismus, wie bei *Dieunomia* vermutet, wäre bei einer primitiv eusozialen Biene nur dann erfolgversprechend, wenn der eigene Nachwuchs zur Reproduktion käme. Eine Nest-Usurpation hingegen würde zu intraspezifischem Sozialparasitismus führen und könnte somit eine erfolgreiche Alternativstrategie der Reproduktion sein. PAXTON et al. (2002) fanden an Hand einer Mikrosatellitenanalyse in 20 % der Nester von *Lasioglossum malachurum* Arbeiterinnen, die nicht mit der Königin verwandt waren.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass Nestraub und intraspezifischer Sozialparasitismus eher aus einer Position der Überlegenheit heraus erfolgen, während intraspezifischer Kleptoparasitismus mehr als Zeichen einer temporären oder permanenten Unterlegenheit zu werten ist und möglicherweise im Verhalten Ähnlichkeiten mit der Suche nach verwaisten Nestern hat. In besonderen Fällen sind jedoch auch Übergänge zwischen Nestraub und Kleptoparasitismus zu beobachten (EICKWORT 1975). Während die meisten obligaten Kleptoparasiten unter den Bienen Auseinandersetzungen mit dem Wirt vermeiden, sind *Sphecodes*-Arten aggressiv und tö-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

ten oft sogar die Wirtsbienen. Interessanterweise scheint es in der Gattung *Sphecodes* und bei nahen Verwandten auch Sozialparasiten zu geben (MICHENER 2000), sodass in diesem Fall eine Entstehung des Kleptoparasitismus über Sozialparasitentum möglich erscheint.

3.1.3 Nahrung und Futter

Im Einklang mit den Usancen in der Ornithologie werden hier als Nahrung jene Substanzen bezeichnet, die die Bienenimagines für den Eigenbedarf, also als Energiespender und Hilfsmoleküle für die Aufrechterhaltung ihres Betriebsstoffwechsels und zu einem ganz kleinen Teil für den Aufbau von Keimzellen benötigen. Futter hingegen dient zur Ernährung der Larven, ist also jenes organische Material, das vom Bienenweibchen gesammelt, ins Nest verfrachtet und für die Aufzucht des Nachwuchses bereitgestellt wird.

Als Nahrung dient Bienen fast ausschließlich Nektar. Nektar ist eine wässrige Lösung verschiedener Zucker, vornehmlich Saccharose, Glucose und Fruktose. Deren Konzentration im Nektar beträgt durchschnittlich etwa 40 %, kann aber je nach Pflanzenart zwischen 8 und 76 % schwanken. Weiters sind geringe Mengen von Aminosäuren, Proteinen, organischen Säuren, Phosphaten, Vitaminen und Enzymen im Nektar enthalten (BARTH 1991). Glucose (Traubenzucker) ist der ideale Brennstoff für den energieaufwändigen Bienenflug, da sie unmittelbar ohne chemische Umwandlung zur Energieerzeugung verwendet werden kann. Von Bienen wird fast ausschließlich Blütennektar zur Energiegewinnung genützt, nur von Honigbienen (WESTRICH 1989) und ganz wenigen anderen eusozialen Arten (z. B. *Trigona* – NOLL et al. 1997) ist die Nutzung von extrafloralen Nektarien und anderen Zuckerquellen wie Obstsäften und Blattlausauscheidungen bekannt, wie sie bei einigen anderen Aculeaten-Gruppen (Grab-, Wegwespen) häufig beobachtet wird.

Der für den Aufbau der Keimzellen, besonders der Oozyten, benötigte Stickstoff wird aus Pollen gewonnen. Pollen befinden sich zur Zeit der Eireifung stets in unterschiedlicher Menge im Kropf von Bienenweibchen, und zwar auch der Arten, die den Kropf nicht für den Transport von Pollen zum Nest benützen (siehe z. B. WUELLNER 1999), was für eine aktive Aufnahme zur Zeit der Eireifung spricht. Ganz wenige Bienenarten saugen häufig an stickstoffhaltigen Produkten von Säugetieren wie Harn, Kot oder auch Käse (z. B. *Nomioides* – Pittioni unveröff., FRANZ 1982) und salzhaltigen Exkreten wie Schweiß (Halictinae, Meliponini – MICHENER 2000). Die proximaten Gründe dafür sind allerdings nicht bekannt.

Das als universales Lösungsmittel im Organismus, zur Aufrechterhaltung der osmotischen Homöostase, für die Kühlung beim Flug, zur Befeuchtung von Baumaterialien mittels Speichel etc. benötigte Wasser wird bei Bienen mit dem Nektar aufgenommen. Nur ganz wenige Arten (z. B. *Apis*, *Ptilothrix* – MICHENER 2000) trinken direkt Wasser, verwenden dieses aber dann in erster Linie zu extraphysiologischen Zwecken. Bei der Honigbiene ist eine eigene Gruppe von Arbeiterinnen für die Rekrutierung und den Transport von Wasser zum Stock zuständig. Dieses wird dort hauptsächlich zur Aufrechterhaltung der notwendigen Nest-Temperatur durch Evaporation verwendet (MICHENER 2000, siehe auch JONES & OLDROYD 2006). Die Bedeutung des Nektars als Wasserspender ist bis jetzt wenig beachtet worden. Wohl wegen dieser Funktion ist aber bei den meisten Bienen Nektar mit sehr hohem Zuckergehalt ebenso wenig beliebt wie solcher mit sehr geringer Konzentration. Die Blüten den Gemeinen Dosts (*Origanum vulgare*), die sehr hoch konzentrierten Nekar enthalten, werden neben vielen anderen Insekten hauptsächlich von Honigbienen, seltener aber von anderen Bienenarten besucht (K. M.).

Die Nektaraufnahme der Bienen ist wenig blütenspezifisch. Eine angeborene Bevorzugung des Nektars bestimmter Pflanzenarten, -gattungen oder -familien in Analogie zur Pollennutzung ist bis jetzt bei Bienen nicht bekannt geworden, wenngleich viele Arten während des Pollensammelns auch Nektar trinken und diesen daher bei Vorliegen von Oligolektie hauptsächlich von einer Pflanzenart, -gattung oder –familie zu sich nehmen. Andererseits fällt gerade bei oligolektischen Arten auf, dass sie zur Nektaraufnahme auch andere Blüten besuchen als zum Pollensammeln (WESTRICH 1989). Z. B. trinkt die ausschließlich auf Ackerwinde Pollen sammelnde Spiralhornbiene *Systropha curvicornis* Nektar mit Vorliebe von Disteln und ist deshalb auf diesen besonders im männlichen Geschlecht fast ebenso häufig anzutreffen wie auf Ackerwinden (K. M.). Die Blüten des Gilbweiderichs (*Lysimachia*) führen keinen Nektar, die auf das Sammeln von Pollen und Öl der *Lysimachia*-Blüten spezialisierten Bienenweibchen der Gattung *Macropis* benötigen in ihrem Habitat daher zusätzlich Nektar-spendende Blütenpflanzen, um ihren Bedarf an Energie decken zu können (WESTRICH 1989).

Die Breite der von Bienen zur Nektaraufnahme genutzen Blütenpalette ist allerdings auf Artniveau durch etwaige morphologische Inkompatibilitäten eingeschränkt. Besonders für kurzrüsseligen Bienen ist in Röhren verborgener Nektar nicht erreichbar, langrüsselige Arten hingegen können, zumal aus dem Schwebeflug heraus, auch offen dargebotenen Nektar trinken und sind daher bezüglich der Nektaraufnahme als Generalisten zu bezeichnen (WCISLO & CANE 1996, BORRELL 2005). Auf dem Niveau von Individuen schränken oft durch Lernen erworbene Präferenzen und Gewohnhei-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

ten die Auswahl der Nektarspender ein (siehe CHITTKA & RAINE 2006). Von vielen Blütenpflanzen wird Nektar tageszeitlich begrenzt angeboten (siehe WESTRICH 1989). Schließlich engt auch die vor Ort gegebene Konkurrenz um Nektar die Vielfalt des Angebots ein. Dennoch ist die Nahrungsaufnahme offenbar kein Faktor, der die genetische Differenzierung zwischen Populationen einer Art fördert und mikroevolutorisch von auffallender Bedeutung wäre. Im Gegensatz zur bemerkenswerten Reichhaltigkeit der Geruchsrezeptoren verfügen Bienen nur über wenig verschiedene Geschmacksrezeptor-Proteine, die Honigbiene z. B. nur über 10, viel weniger als manche Dipteren besitzen (ROBERTSON & WANNER 2006). Regionale Unterschiede in der Verfügbarkeit von Nektar werden offenbar durch Verhaltensplastizität und Lernfähigkeit ausgeglichen.

Anders liegen die Verhältnisse beim Futter. Als Futter für die Larven dienen bei Bienen fast ausschließlich Pollen, der in artspezifisch unterschiedlichem Ausmaß mit Nektar, bei ganz wenigen Spezialisten mit Pflanzenölen (VOGEL 1976, BUCHMANN 1987) vermengt wird. In seltenen Fällen werden die Komponenten noch aufbereitet, z. B. durch Gärung, oder mit Sekreten aus eigenen Drüsen versetzt (WESTRICH 1989). Als einzig bekannte Abweichung von diesem Schema verwenden einige südamerikanische *Trigona*-Arten zu Futtersaft verarbeitetes Aas statt Pollen für die Aufzucht der Larven (NOLL et al. 1997, MICHENER 2000). Zwei Gattungen der Meliponini, die südamerikanische *Lestrimelitta* und die afrikanische *Cleptotrigona*, rauben den benötigten Pollen ausschließlich aus Nestern anderer Meliponini (MICHENER 2000). Alle anderen nicht-parasitischen Bienen sammeln Pollen aus den Blüten einer artspezifisch verschieden breiten Palette von Angiospermen-Arten.

Selten sind die Fälle, wo über das gesamte Verbreitungsgebiet hinweg nur an einer Pflanzenart gesammelt wird. Meist gibt es diesfalls keine Alternativen aus der gleichen Pflanzengattung wie etwa bei den nordamerikanischen *Larrea*-Spezialisten (WCISLO & CANE 1996). Die beiden allopatrisch verbreiteten europäischen *Colletes*-Arten C. *anchusae* und C. *wolfi* sammeln ausschließlich an je einer in ihrem Areal vorkommenden *Cynoglottis*-Art (MÜLLER & KUHLMANN 2003), würden aber vermutlich auch die andere Art akzeptieren, käme sie sympatrisch vor. Die Gelblein-Mauerbiene *Osmia mocsaryi* nimmt an den meisten Stellen ihres ostösterreichischen Vorkommens nur Pollen von *Linum flavum* und beachtet gleichzeitig blühendes *L. austriacum* bzw. *L. tenuifolium* nicht, einige Individuen einer kleinen Teilpopulation sammeln aber auch an *L. hirsutum* als Pollenspender. *Linum hirsutum* begründet jedoch keine Ansiedlung von O. *mocsaryi* (MAZZUCCO & ORTEL 2001). In ihren mediterranen Vorkommen dienen andere *Linum*-Arten als Futterpflanzen (MÜLLER et al. 2006). *Colletes graeffei* benötigt zum Pollensammeln in Niederösterreich ausschließlich *Allium flavum* und negiert alle anderen gleichzeitig blühenden *Allium*-Arten, in Slowenien hingegen ist sie an das nahe verwandte *Allium pulchellum* gebunden (MAZZUCCO & ORTEL 2001). Scheinbare Artspezifität ist also gewöhnlich das Ergebnis eingeschränkter Möglichkeiten (LINSLEY 1958).

Häufig werden aber mehrere Arten einer Pflanzengattung genützt. Die europäische Sägehornbiene *Melitta tricincta* sammelt sowohl am gelbblühenden Zahntrost *Odontites lutea* als auch am fleischroten *Odontites vulgaris*. Die heimische Sandbiene *Andrena florea* bezieht Pollen von beiden Arten der Gattung *Bryonia*. Einige Bienen sind auf Glockenblumen (*Campanula*) spezialisiert, z. B. *Andrena curvungula*, *A. pandellei*, *A. paucisquama*, *Melitta haemorrhoidalis*, *Osmia mitis*. Bei gleichzeitigem Vorkommen mehrerer Glockenblumenarten können artspezifisch unterschiedliche Bevorzugungen beobachtet werden, manche Arten (z. B. *Campanula glomerata*) werden dann kaum genutzt. Bestimmte Kleinarten oder Standortformen des *Campanula rotundifolia*-Komplexes werden gerne besucht, andere völlig verschmäht (K. M.). Die Langhornbiene *Tetralonia fulvescens* holt sich Pollen von *Inula hirsuta* und *I. ensifolia*, meidet aber strikt *I. oculus-christi* und *I. germanica* und wechselt bei Mangel an den beiden ersten *Inula*-Arten eher auf *Buphthalmum* als die beiden anderen *Inula*-Arten zu besammeln (K. M.). Diese wenigen recht willkürlich gewählten Beispiele aus der mitteleuropäischen Bienenfauna zeigen, dass die ökologische Valenz hinsichtlich des Pollensammelns schon bei Spezialisten, die sich auf Pflanzengattungen beschränken, verschieden breit sein kann.

Verstärkt ist dies bei Bienen zu beobachten, die Pollen innerhalb einer Pflanzenfamilie nutzen. Die Futterpflanzen von *Andrena lathyri* sind z. B. Platterbsen (*Lathyrus*) und Wicken (*Vicia*) aus der großen Familie der Fabaceae, weitere Pollenspender wurden bis jetzt nicht bekannt (WESTRICH 1989). *Trachusa byssina* besammelt fast ausschließlich *Lotus* und *Onobrychis*, andere Fabaceen werden zumindest in Ostösterreich höchstens aus einer Notsituation heraus genommen, können aber kein *Trachusa*-Vorkommen begründen (K. M.). Eine wesentlich größere Zahl von Gattungen der Brassicaceae dient *Andrena lagopus*, *A. oralis*, *A. distinguenda*, *A. niveata*, *A. aciculata*, *Panurginus labiatus*, *Lasioglossum trichopygum*, *Osmia brevicornis* u.v.a. als Futterquelle, sodass man bei diesen Arten tatsächlich von einer Familienpräferenz sprechen kann, von der nur wenige Kreuzblütler-Gattungen ausgenommen sind. Zwischen diesen Extremen liegen auch die anderen auf Pflanzenfamilien beschränkten Pollenspezialisten.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Bienen, die auf Pollensammeln innerhalb einer Pflanzengattung oder -familie spezialisiert sind, bezeichnet man als oligolektisch und stellt sie den polylektischen Arten gegenüber, deren Pollenvalenz über eine Familie hinaus reicht. Die Begriffe stammen von ROBERTSON (1925) und werden seit ihrer Formulierung generell in der Literatur verwendet (z. B. WESTRICH 1989, WCISLO & CANE 1996, MICHENER 2000). Wie die genannten Beispiele zeigen, erfolgt die Erweiterung der Pollenpräferenz jedoch kontinuierlich und nicht in konkreten Schüben, sodass der Begriff „oligolektisch" zwar problematisch, aber noch nachvollziehbar, die Bezeichnung „polylektisch" aber vielfach missverständlich ist. Deshalb gibt es immer wieder Bemühungen, die unbefriedigende Terminologie zu verbessern und den tatsächlichen Gegebenheiten anzunähern (z. B. CANE & SIPES 2006). CANE & SIPES bezeichnen die Bienenarten, die ihre Pollenwirte innerhalb einer Pflanzengattung oder in ein, zwei nahe verwandten Gattungen finden (Beispiel *Andrena lathyri*, *Trachusa*) als „enge Oligolegen" und unterscheiden sie von den „Oligolegen", deren Wirtsspektrum-Breite etwa dem vorher erwähnten Beispiel der Brassicaceen-Spezialisten entspricht.

Manche der oligolektischen Arten sind imstande, bei zeitweiser Nichtverfügbarkeit der spezifischen Pollenpflanzen kurzfristig andere Futterquellen zu nutzen, wechseln aber sofort wieder zum „richtigen" Futter zurück, wenn arteigene Pollenwirte aufblühen (LINSLEY & MACSWAIN 1958, WCISLO & CANE 1996). CANE & SIPES (2006) sprechen in diesen Fällen von „fakultativen Oligolegen". Nicht alle oligolektischen Bienen sind jedoch dazu in der Lage: Die Weibchen der Gelblein-Mauerbiene *Osmia mocsaryi* verschwanden in einem Jahr, in dem *Linum flavum* zur Flugzeit der Biene nicht aufgeblüht war, vollständig von einem ihrer Vorkommen in Niederösterreich. Die Art tauchte dort erst 10 Jahre später wieder auf (MAZZUCCO & ORTEL 2001). CANE & SIPES (2006), die weitere ähnliche Beispiele anführen, nennen diese Bienen obligate Oligolegen.

Die Mechanismen, mittels derer naive oligolektische Bienen ihre Futterpflanzen erkennen, sind nicht bekannt. Zweifellos spielen angeborene Schemata unter Verwendung visueller und/oder olfaktorischer Pflanzensignale eine Rolle bei der Kontaktherstellung. Hinweise auf die Art dieser Signale können aus dem Verhalten der proterandrischen Männchen von Arten gewonnen werden, die ihre Weibchen durch Patrouillieren an den Futterpflanzen finden. Die Männchen von *Osmia adunca*, einer oligolektisch auf *Echium* sammelnden Art, patrouillieren vor dem Aufblühen von *Echium* und dem Erscheinen der Weibchen vornehmlich an *Salvia pratensis*, desgl. die Männchen von *Eucera interrupta*, einem Oligolegen an violett blühenden *Vicia*-Arten. In Niederösterreich konnte ich (K. M.) die Männchen des *Campanula*-Spezialisten *Andrena curvungula*, bevor Glockenblumen aufgeblüht und Weibchen erschienen waren, in großer Zahl an Diptam patrouillieren sehen. Gelegentlich unterbrachen sie den Flug und saugten an den Blüten von *Geranium sanguineum*, ohne diese Blüten in ihre Flugbahnen von Diptam zu Diptam einzubeziehen. In diesen Fällen ist es wohl ein angeborenes optisches Schema, in dem die Bienen-Blütenfarbe eine Rolle spielt, das den ersten Kontakt zur Futterpflanze bzw. dem Rendezvous-Ort herstellt. Die Perfektionierung der Beziehung wird wohl durch Lernen vermittelt. Im Fall obligater Oligolektie scheint das angeborene Schema nicht ersetzt werden zu können, bei der fakultativen Oligolektie dürfte Lernen an seine Stelle treten, wenn kein geeigneter Auslöser vorhanden ist.

Die Zahl der Pflanzenfamilien, die von den bisher als „polylektisch" bezeichneten Arten zum Pollensammeln verwendet werden, kann entsprechend unserer These von einer allmählichen und kontinuierlichen Erweiterung des Pollen-Wirtsspektrums von Bienenart zu Bienenart sehr verschieden sein und reicht in Mitteleuropa von 2 bis zu 18 Familien, wobei die Mehrheit der Arten nur wenige Familien nutzt (WESTRICH 1989). CANE & SIPES (2006) unterteilen folgerichtig dieses nach dem Auschlussprinzip („polylektisch sind alle Bienen, die nicht oligolektisch sind") konstruierte Paket an Bienenarten in mehrere Kategorien. Sie bezeichnen Bienenarten als mesolektisch, deren Pollenwirte 2-3 Pflanzenfamilien angehören, führen für Arten, die voraussagbar über das Verbreitungsareal hinweg alternativ zwei bis drei Futterpflanzen aus nicht näher verwandten Pflanzentaxa nutzen, den Begriff „eklektische Oligolektie" ein und unterteilen den übrig gebliebenen Rest der Bienen in „polylektische" und „breit polylektische" Arten.

Gut für mitteleuropäische Verhältnisse anwendbar ist der Begriff „Mesolektie". CANE & SIPES (2006) verweisen bereits selbst auf das Beispiel der Wollbienen *Anthidium oblongatum* und *A. manicatum*. *Anthidium oblongatum* nutzt quer über ihr Verbreitungsgebiet als Pollenspender Crassulaceae, vornehmlich *Sedum reflexum*, Resedaceae und Fabaceae, davon in erster Linie Hornklee und Esparsette (WESTRICH 1989). Einzelne größere Büschel von *Reseda* auf einer größeren Trockenwald-Lichtung oder in einem Garten können bereits ein Vorkommen von *Anthidium oblongatum* begründen, ähnlich attraktiv ist *Sedum reflexum* (K. M.). Von den Fabaceen müssen größere Bestände vorhanden sein, damit die Biene sich ansiedelt, was vermutlich auf die Quantität der präsentierten Pollen bzw. deren Erreichbarkeit zurückzuführen ist (MÜLLER et al. 2006). *Anthidium manicatum* sammelt auf Lamiaceae, Scrophulariaceae und

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Fabaceae, einer Kombination von Pollenwirten, der man bei mesolektischen Bienen öfter begegnet (siehe WESTRICH 1989). Z. B. nutzt *Osmia gallarum* meist Fabaceen, in erster Linie *Lotus*, auf heißen pannonischen Felssteppen dient ihr jedoch fast ausschließlich *Acinos arvensis* (Lamiaceae) als Futterpflanze; sie erreicht damit, offenbar mangels Pollen-Konkurrenten, höhere Populationsdichten als in den Gebieten, in denen sie *Lotus* besammelt (K. M.). Die genannten Beispiele lassen vermuten, dass die Gemeinsamkeit der Pollenwirte aus den verschiedenen Pflanzenfamilien in der morphologischen Kompatibilität mit der morphologischen und Verhaltens-Ausstattung ihrer Futtergäste besteht (MÜLLER 1995, 1996a, b, MÜLLER et al. 2006). Oder umgekehrt, dass morphologische Gegebenheiten und Verhaltensplastizität der betreffenden Bienen nicht ausreichen, um weitere Pollenquellen effizient zu besammeln.

Weniger klar und eindeutig als „Mesolektie" dürfte der Begriff „eklektische Oligolektie" sein. CANE & SIPES (2006) erwähnen neben drei Beispielen aus den USA auch die europäische *Osmia rufa*, die nach von ihnen zitierten 3 Literaturstellen in Frankreich und England überwiegend Eichen- oder Hahnenfußpollen mit geringfügigem Birnen- und Weißdornpollen-Anteil zur Verproviantierung ihrer Nester verwendet. WESTRICH (1989), der die Art für „ausgesprochen polylektisch" (18 Pflanzenfamilien!) hält, weist darauf hin, dass die hohe Blütenstetigkeit der Weibchen zu Nestern führen kann, die nur einen Pollentyp enthalten, dass aber auch Mischverproviantierungen von Zellen vorkommen. Dies deckt sich mit unseren Erfahrungen, so dass es sich bei *Osmia rufa* wohl um eine Art handelt, die einen Übergang von eklektischer Oligolektie zu Polylektie darstellt.

Ein ähnliches Beispiel liefert die Sandbiene *Andrena labiata*. Diese in Niederösterreich diskontinuierlich verbreitete Art weist an Stellen mit größeren Teilpopulationen eine hohe Blütenstetigkeit auf. Nicht nur die Weibchen der Teilpopulation sammeln dann, soweit feststellbar, an einem Pollenwirt, sondern auch die proterandrischen Männchen patrouillieren, bevor die ersten Weibchen erscheinen, bereits an dieser Futterpflanze. Bei den meisten Vorkommen handelte es sich dabei um *Veronica chamaedrys* oder *V. austriaca*, einmal um *Sedum acre* und bei einem sehr großen Vorkommen um *Ornithogalum*. In diesem letzten Fall änderte sich der Pollenwirt über 20 Jahre hinweg nicht, obwohl auch *Veronica austriaca* und *Sedum acre* in großer Zahl zur Flugzeit der Biene blühten. Da die Männchen eines Gebiets bereits vor dem Erscheinen der Weibchen „wissen", an welchen Blüten sie diese später antreffen werden, ist in Fällen eklektischer Oligolektie nicht auszuschließen, dass Prägungsvorgänge auf chemische Schlüsselsubstanzen während der Präimaginalstadien im Nest die spätere Wahl des Pollenwirtes beeinflussen (CANE & SIPES 2006). WESTRICH (1989) ist gegenüber der Prägungs-Hypothese im Einklang mit Eickwort skeptisch, bezieht sich in seiner Meinung jedoch nicht ausdrücklich auf den Sonderfall der eklektischen Oligolektie. Tatsächlich zeigte die polylektische *Megachile rotundata*, wenn sie künstlich mit Karottenpollen aufgezogen wurde, später keine Bevorzugung von Karotten als Pollenwirt, sondern unterschied sich bei der Auswahl ihrer Futterpflanzen nicht von ihren auf vom Weibchen selbst gesammeltem Futter aufgewachsenen Artgenossen (WCISLO & CANE 1996 nach Tepedino unpubl.).

Ein weiteres gutes Beispiel bietet *Colletes marginatus*. Diese kleine psammophile Seidenbiene ist in Ostösterreich bereits sehr selten, die wenigen bekannten Vorkommen sind weit voneinander entfernt, der Genfluss zwischen ihnen ist wahrscheinlich sehr gering. In einem der Gebiete waren trotz eines sehr vielfältigen Blütenangebots alle beobachteten Exemplare auf *Reseda* zu finden, die entnommenen Weibchen hatten zu >90 % *Reseda*-Pollen geladen. In einem weiteren patrouillierten die Männchen und sammelten die Weibchen an zwei *Allium*-Arten mit kurzen Antheren, im dritten Gebiet war *Thymus* (wie in manchen Sandgebieten Ungarns) die gewählte Futterpflanze, wobei in diesem letzten Fall die Zahl der beobachteten und untersuchten Exemplare sehr klein war. An allen drei Standorten waren die jeweils anderen Pollenwirte ebenfalls reichlich vorhanden, ohne dass *C. marginatus* daran zu beobachten war. WESTRICH (1989) gibt für die westdeutschen Vorkommen Fabaceae als Pollenquelle an. Die Tiere der an *Allium* sammelnden Population waren deutlich größer als die anderen, was für eine günstigere Konkurrenzsituation durch Besammeln dieser ungewöhnlichen Futterpflanze im Vergleich zu den an *Reseda* bzw. *Thymian* sammelnden Populationen spricht. Zu untersuchen wäre jeweils, ob sich hinter eklektischen Oligolegen nicht bereits kryptische Arten verbergen. Eklektische Oligolektie würde sich unter den Bedingungen, wie sie für *Colletes marginatus* skizziert wurden, gut als Weg zur Populationsdifferenzierung und Artbildung eignen, weil damit assortatives Paarungsverhalten verknüpft ist, welches den Genfluss zwischen Spezialisten für unterschiedliche Wirte einschränkt. Die Artbildung könnte auch parapatrisch oder sympatrisch, wenn auch nicht syntop, vonstatten gehen. Gerade einige Artengruppen in der Gattung *Colletes* scheinen noch in dynamischer Populationsdifferenzierung bzw. Mikroevolution bis hin zur Artbildung begriffen zu sein, wobei der Wechsel der Futterpflanze oft eine zentrale Rolle spielt (VERHOEFF 1943, Pittioni unveröff., SCHMIDT & WESTRICH 1993, WESTRICH & AMIET 1996, PŘIDAL 1999). Auch die oligolektisch auf Cerinthe spezialisierte *Osmia cerinthidis*,

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

die sich morphologisch nur geringfügig von *O. rufa* unterscheidet, dürfte sich auf diesem Weg von der Stammform abgespalten haben.

Nicht leicht in das Schema von CANE & SIPES (2006) einzuordnen ist die bivoltine europäische Sandbiene *Andrena bicolor*. Nach dem Pollensammel-Verhalten der 2. Generation würde man sie für einen fakultativen Oligolegen halten, da diese überwiegend an Glockenblumen sammelt. Zur Flugzeit der ersten Generation im April blühen jedoch noch keine Glockenblumen, die Weibchen nutzen dann eine Vielzahl von Pollenwirten entsprechend einer breit polylektischen Art (WESTRICH 1989).

Polylektie tritt hauptsächlich, aber nicht ausschließlich, bei Arten auf, die eusozial, bi- oder trivoltin sind oder eine längere Flugzeit haben, als es der üblichen Blühdauer einer Pflanzenart entspricht (CANE & SIPES 2006). Abgesehen von den oligolektischen *Salix*-Gästen sind auch unter den ersten Bienenarten des Jahres in gemäßigten Klimazonen auffallend viele Polylegen. Polylektie ist als Pollen-Sammelstrategie auf ein wechselndes und nicht genau vorherbestimmbares Ressourcenangebot gerichtet, wobei sowohl die Phänologie der Pflanzen mit ihrer qualitativ und temporär unterschiedlichen Eignung als Ressourcenquelle als auch die temporär und räumlich unterschiedliche Konkurrenz um Ressourcen das variierende Angebot mitbestimmen. Bienen mit dieser Sammelstrategie dürfen in ihrer Aufmerksamkeit gegenüber Blüten nicht so stark durch ein angeborenes Schema eingeschränkt sein als es obligate Oligolegen wahrscheinlich sind. Lernfähigkeit und Erfahrung müssen allfällige angeborene Präferenzen überspielen können (GIURFA et al. 1995, JONES 2001). Weiters müssen polylektische Arten ihre Sammeltechnik den verschiedenen Blütentypen anpassen können und daher auch in dieser Hinsicht über Lernfähigkeit, entsprechendes Gedächtnis und die Fähigkeit, Erfahrungen kurz- und langfristig abrufen zu können, sowie über Verhaltensplastizität verfügen. Naive polylektische Bienen müssen unter Einsatz all ihrer sinnesphysiologischen Fähigkeiten lernen, welche Blüten wann guten Ertrag versprechen und wie dieser Ertrag am schnellsten zu ernten ist (PEAT & GOULD 2005). Sie benötigen Erfahrung, d. h. mehrere Blütenbesuche, bis sie in der Lage sind, so effizient zu arbeiten, dass der Ertrag den Aufwand übersteigt. Hummeln erreichen maximale Sammeleffizienz z. B. erst nach nach 30 Ausflügen (PEAT & GOULD 2005).

Für breit polylektische Arten gilt in verstärktem Maß die Dominanz des Lernens und der Erfahrung über angeborene Restriktionen der Sammelvalenz. CANE & SIPES (2006) definieren breite Polylegen als Arten, die mehr als 10 % der melittophilen Flora vor Ort besammeln. Der Begriff entspricht etwa der von WESTRICH (1989) gewählten Bezeichnung „ausgesprochen polylektisch". *Andrena flavipes*, *A. bicolor* (mit den vorher erwähnten Einschränkungen), *A. fulva*, *A. fulvida*, *A. haemorrhoa*, *A. carantonica*, *A. minutula*, *A. nigroaenea*, *A. nitida*, *A. thoracica*, *A. varians*, *Anthophora plumipes*, die meisten *Bombus*-Arten, *Halictus tumulorum*, *Hylaeus communis*, *Lasioglossum calceatum*, *L. leucozonium*, *L. malachurum*, *L. nitidulum*, *L. pauxillum*, *Osmia bicolor*, *O. cornuta* und *O. rufa* werden von WESTRICH (1989) für Westeuropa dieser Kategorie zugeteilt, wir möchten *Halictus maculatus*, *H. simplex*, *Lasioglossum laevigatum*, *L. marginatum* und einige *Hylaeus*-Arten für Mitteleuropa hinzufügen. Die eusoziale, aber trotzdem nur kurze Zeit im Frühjahr fliegende *Lasioglossum marginatum* kommt gewöhnlich an ihren Flugplätzen zu Tausenden vor und nutzt dann überwiegend jene Blüten als Pollenwirt, die in großer Anzahl in der Umgebung vorhanden sind (siehe auch WESTRICH 1989). Dieses Verhalten kann manchmal den Eindruck einer Oligolektie erwecken (POURSIN 1982), weil Blüten, die nur in geringer Anzahl vorkommen, nicht beachtet werden. Hingegen werden häufig für Bienen ungewöhnliche Pollenwirte wie Bärlauch (*Allium ursinum*), Pfeilkresse (*Cardaria draba*), Flaumeiche (*Quercus pubescens*), wenn sie in großer Zahl auftreten, ebenso intensiv besammelt wie etwa ausgedehnte Weißdornfluren oder Löwenzahnfelder (K. M.). Die größte Gruppe innerhalb der aufgezählten breit polylektischen Arten stellen die Frühjahrsbienen dar. Nicht alle Arten dieses Sammeltyps müssen auch erfolgreich sein: Die einstmals häufige *Andrena thoracica* ist z. B. aus Europa in den letzten 50 Jahren aus ungeklärten Gründen fast verschwunden, *A. fulvida* ist seit jeher sehr selten.

Über die Sinnesphysiologie, Neuroethologie und Psychophysik der Blüten-Erkennung der breit polylektischen, eusozialen Honigbienen und Hummeln sind wir heute bereits gut informiert (CHITTKA & RAINE 2006). Leider fehlen vergleichende Untersuchungen mit Bienentaxa, die andere Lebensformen repräsentieren, fast völlig, sodass über die Zusammenhänge zwischen Evolution und Ökologie im Bereich der Sinnesphysiologie und Neuroethologie wenig Aussagen gemacht werden können. Diese Schieflage der Bienenforschung, bei der das Forschungsinteresse in erster Linie Honigbienen und Hummeln, dann in stark abfallendem Ausmaß anderen eusozialen Arten, Arten, die Nisthilfen annehmen und Arten, die aggregiert nisten, zuteil wird, finden wir leider in allen Bereichen der Bienenbiologie, in denen experimenteller Aufwand oder Laborfazilitäten erforderlich sind. Häufig wird in diesem Schrifttum bemerkenswerter Weise ebenso wie in der uninformierten Öffentlichkeit der Begriff „Biene" mit „Honigbiene", manchmal ergänzt durch Hummeln, gleichgesetzt. Beide Taxa sind ausgesprochen untypisch für die große Mehrheit der Bienen. Andere, besonders solitäre, einzeln nistende Arten wer-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

den nur von Systematikern und Phylogenetikern wahrgenommen. Die Gründe dafür liegen nur teilweise in der methodischen Machbarkeit und der Verfügbarkeit von ausreichendem Material für die Laborforschung. Diese Einseitigkeit erschwert selbst die Interpretation der an den verwendeten Forschungsobjekten gewonnenen Ergebnisse, da deren Gültigkeitsbereich oft schwer beurteilt werden kann. Einer von manchen Forschern beschworenen „globalen Bestäubungskrise" (KEARNS et al. 1998, STEFFAN-DEWENTER et al. 2005, BIESMEIJER et al. 2006) wird man mit diesem Mangel an systematischem Vorgehen in der experimentellen Erforschung der Bienenbiologie nicht beikommen können.

Eine Methode von Polylegen, die Sammeleffizienz bei grundsätzlicher Beibehaltung der Flexibilität rasch zu steigern, ist temporäre Blütenstetigkeit (WESTRICH 1989, WCISLO & CANE 1996, zu neurophysiologischen Aspekten und Ursachen siehe CHITTKA et al. 1999). Blütenstetigkeit bedeutet nicht nur die Ausbeutung einer als lohnend erkannten Ressourcenquelle, sondern auch das Ausnützen einer erreichten Perfektion beim Sammeln von Ressourcen, so lange sich diese Taktik auszahlt. Für die Blattschneiderbiene *Megachile willughbiella* z. B. erfordert es völlig verschiedene Vorgangsweisen, Pollen von *Campanula persicifolia*, von *Lathyrus latifolius* oder von *Cirsium vulgare*, drei bei der Art besonders beliebten Pollenwirten mit völlig unterschiedlichem Blütenbau, zu ernten. Das Abrufen der dazu nötigen verschiedenen motorischen Verhaltensmuster aus dem Langzeit- in das Kurzzeitgedächtnis der Biene ist in einem derartigen Fall aufwändig und kostet Zeit (CHITTKA & THOMSON 1997), Blütenkonstanz ist hier daher von Vorteil. Die Blütenkonstanz wird beeinflusst durch die Dynamik des Arbeits-(Kurzzeit-)gedächtnisses. Bei Honigbienen und Hummeln beträgt die Dauer des Arbeitsgedächtnisses etwa 5-8 Sekunden und ist möglicherweise den Verhältnissen beim Ressourcensammeln angepasst (CHITTKA & RAINE 2006). Blütenkonstanz kann gewahrt werden, wenn der Wechsel von Blüte zu Blüte, unabhängig von deren Distanz, innerhalb dieser Zeit stattfindet. Dauert der Wechsel länger, verblasst die Erinnerung an die letzte Blüte und ältere Erfahrungen beeinflussen gleichermaßen die Blütenwahl (CHITTKA et al. 1997, MENZEL 2001, ZHANG et al. 2005). RAINE et al. (2006) fanden zwischen drei *Bombus*-Arten Unterschiede im Ausmaß der Blütenkonstanz und stellten diese in Beziehung zum Sammelerfolg. Überraschenderweise hatte die am wenigsten blütenkonstante Art, *Bombus pascuorum*, den besten Sammelerfolg, was die Autoren damit zu erklären versuchen, dass auch andere Faktoren als die Sammeltechnik, z. B. verschiedene Wahl distinkter Mikrohabitate mit deren räumlicher Blütenverteilung den Sammelerfolg beeinflussen könnten. Nicht angesprochen wurde die Art des Blütenwechsels: Der Wechsel zwischen zwei unähnlichen, jeweils kompliziert gebauten Blüten ist zeitaufwändiger als zwischen ähnlich gebauten oder einfachen.

Eine weitere Möglichkeit, die Sammeltätigkeit nach Erfahrungen zu schematisieren und damit Such-, Entscheidungs- und Adaptierungszeit zu sparen und die Sammeleffizienz zu steigern, ist die Kontrolle von Blüten bzw. blühenden Pflanzengruppen nach einer feststehenden, vorgegebenen Reihenfolge („traplining", THOMSON et al. 1997). Voraussetzung für den Erfolg einer derartigen Methode ist, dass sich die gesuchten Ressourcen an gleich bleibenden Stellen in vorhersehbarer Geschwindigkeit erneuern, wie das bei Pollen und Nektar der Fall ist (OHASHI et al. 2007). Zunehmende Erfahrung und Kenntnis des Gebietes, aus dem Futter geholt wird, verbessert die Routenstruktur und verstärkt die Routenkonstanz bei Hummeln (OHASHI et al. 2007). Ein Vergleich des Erfolges (Ressourcenertrags) zwischen Routen-konstanter und Zufallssuche bei Hummeln ergab keinen Unterschied bei Darbietung großer Blüten, aber eine deutliche Überlegenheit der Routenkonstanz bei kleinen Blüten (RAINE et al. 2006). Dies ist erklärbar durch das räumliche Auflösungsvermögen der Bienenaugen: um eine Blüte von 1 cm Durchmesser zu erkennen, darf eine Biene nicht weiter als 11,5 cm davon entfernt sein (CHITTKA & RAINE 2006). Eingeübte Routen helfen dann merkbar, solche Ressourcenquellen schnell zu lokalisieren. Ebenso scheint traplining einen Vorteil bei zerstreutem Vorkommen von Ressourcenquellen zu bedeuten (THOMSON et al. 1982). Routenkonstanz muss nicht gleichzeitig Blütenkonstanz bedeuten. Gelegentlich können andere Blüten als die vorher besuchten in die Route eingebaut werden (THOMSON et al. 1982, CHITTKA et al. 1999).

Routenkonstanz wurde vornehmlich bei Hummeln und Honigbienen genauer beobachtet und experimentell untersucht. Bei diesen eusozialen Taxa ist der Anteil von Nektar an den in das Nest verbrachten Ressourcen besonders hoch. Nektar erneuert sich gewöhnlich schneller als das Pollenangebot, deshalb mag die Routenkonstanz hier besonders auffallen. Die Fähigkeit, eine Serie von Objekten, z. B. Blütenpflanzen, wiederholt in bestimmter Reihenfolge abzufliegen, ist bei Bienen jedoch ancestral und wird besonders von den Männchen oligolektischer Arten zur Suche von Weibchen an den artspezifischen Pollenpflanzen oder auf anderen Patrouillier-Routen eingesetzt (ALCOCK et al. 1978, ALCOCK 1996), wobei auch Duftmarkierungen als Landschaftsmarken zur Attraktion von Weibchen und als Signal für andere Männchen eine Rolle spielen können (AYASSE et al. 2001). Hingegen gibt es wenig Berichte über den Einsatz dieser Methode beim Pollensammeln oligolektischer Arten, obwohl anekdotische Beobach-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

tungen besonders bei Arten, die sich nur kurz zum Sammeln von Pollen auf Blüten aufhalten (*Osmia mocsaryi*, *Dasypoda* spp. – K. M.), nahe legen, dass sie weit verbreitet ist. In einem Sonderfall hat jedoch die Trapling-Fähigkeit sogar zu einer Koevolution von Pollenpräsentation einer Pflanze und Sammelverhalten einer Biene geführt: Die südamerikanische *Cajophora arechavaletae* (Fam. Loasaceae) präsentiert Pollen mit zeitlicher Verzögerung von einigen Minuten nach mechanischer Stimulierung durch Nektar-saugende Gäste. Die Biene *Bicolletes pampeana* fliegt konstante Routen zwischen 30-60 Blüten ab, trinkt dort Nektar und kehrt ziemlich genau zu dem Zeitpunkt, zu dem durch die erste Stimulierung Pollen präsentiert werden, zum Ausgangspunkt zurück, um nun eine Pollensammelroute zu beginnen (WITTMANN & SCHLINDWEIN 1997).

Viel Zeit beim Ressourcensammeln ersparen sich Bienen durch die Fähigkeit, olfaktorisch an Fußabdrücken Blüten zu erkennen, deren Ressourcen vor kurzem selbst, von Artgenossen oder Angehörigen der gleichen Gattung geerntet worden waren (CAMERON 1981, SCHMITT et al. 1991, GIURFA & NÚÑEZ 1992, GOULSON et al. 1998, GILBERT et al. 2001, ELTZ 2006). Die Haltbarkeit bestimmter Komponenten dieser Fußabdrücke scheint umgekehrt proportional mit der Geschwindigkeit der Nektarerneuerung korreliert zu sein (GILBERT et al. 2006, siehe jedoch ELTZ 2006!).

Das Pollensammeln selbst besteht aus dem Erntevorgang und der Umlagerung des Ernteguts in Transportvorrichtungen. Sowohl in der Art des Erntens als auch in der Umlagerung als auch im Pollentransport bestehen große Unterschiede zwischen den Taxa, was sich auch in der Morphologie der dazu verwendeten Strukturen („Anpassungen") ausdrückt. Eine ausgezeichnete Übersicht über diese Thematik mit vielen Literaturverweisen stammt von THORP (1979) mit Ergänzungen in THORP (2000). Die wichtigsten Aspekte seien hier in aller Kürze zusammengefasst.

Die Pollenernte hat eine passive, wahrscheinlich ancestrale, und eine aktive Komponente. Passive Pollenaufnahme kommt in zwei Varianten vor: Entweder die Biene bewegt sich mit einem möglichst behaarten Körperteil über einen Pollen-präsentierenden Blütenteil und streift dabei mehr oder weniger unabsichtlich Pollen ab oder die Blüte ist in der Lage, über bestimmte mechanische Vorrichtungen Pollen auf der Biene abzuladen. Folgendes Beispiel sei für den ersten Fall genannt: Die Frühlings-Seidenbiene *Colletes cunicularius*, ein Oligolege für Weidenpollen (WESTRICH 1989), nistet oft weitab von ihren Pollenquellen. Nach einer Phase schlechten Wetters tanken die Bienen vor dem Flug zu den Pollenquellen, wenn möglich, Nektar von nahegelegenen Löwenzahnblüten. Beim Kriechen über das Blütenköpfchen des Löwenzahns nehmen sie mit den weichen, langen, gefiederten Trochanter-Haaren und den Sammelbürsten-Haaren des letzten Beinpaares so viele Löwenzahn-Pollen auf, dass man das Sammelgut mit einer unvollständig gesammelten Pollenladung verwechseln könnte, wären die Pollen besser gepackt. Vermutlich werden diese Fremdpollen schließlich als Larvenfutter verwendet. MÜLLER et al. (2006) halten *C. cunicularius* auf Grund von Pollenanalysen der Zellinhalte vielleicht deshalb für polylektisch. Auf den regulär zur Pollenernte genutzten Weidenblüten läuft das Pollensammeln zumindest teilweise ähnlich passiv ab, weil Pollen in beiden Fällen oberflächlich abgestreift werden können. Auf die gleiche Weise dürfte die weiche Ventralbehaarung im Bereich des letzten Beinpaares bei vielen Furchenbienen funktionieren. Furchenbienen mit dieser Behaarung bevorzugen, obwohl grundsätzlich polylektisch, stark Asteraceae als Pollenwirte. Die Fiederung der Haare und der Übergang zu Pollenfutter bei den Bienen sind die beiden Hauptunterschiede zwischen Bienen und Grabwespen aus der Überfamilie Apoidea, die sich vor etwa 100 Ma getrennt haben, und sind funktionell wahrscheinlich miteinander verknüpft, wenngleich gefiederte Haare in anderen Bereichen des Körpers, z. B. dem Thorax, auch andere Funktionen, z. B. den Schutz vor Austrocknung, erfüllen könnten (MICHENER 2000).

Der zweite Fall passiven Pollenerwerbs, das Platzieren von Pollen auf der Biene durch eine mechanische Vorrichtung der besuchten Blüte, ist nur für die Pflanze, nicht aber für die Biene vorteilhaft, da die Pollen gewöhnlich an Stellen deponiert werden, die der Biene nicht zugänglich sind, z. B. der Thoraxmitte, der Pollen daher nicht als Futter verwendet werden kann.

Pollensammeln erfordert Effizienz, daher wird eine rein passive Pollenaufnahme auf Blüten mit quantitativ ergiebiger oberflächlicher Pollenpräsentation beschränkt sein. Bei vielen Blütenpflanzen ist jedoch der Zugang zu Pollen auf mannigfache Weise erschwert, wohl um Pollenvergeudung durch Generalisten einzudämmen (WESTERKAMP 1996). Verschiedenste Verhaltensweisen werden von Bienen eingesetzt, um in diesen Fällen Pollen aktiv zu extrahieren. Vornehmlich Gesicht, Mandibeln, Proboscis und Vorderbeine, Flügelmuskel, bei Megachiliden auch Abdomen und Hinterbeine, werden Art- und Kontext-spezifisch verwendet, um Pollen zu ernten (WESTRICH 1989). In seltenen Fällen unterstützen besondere morphologische Strukturen („Anpassungen") den Einsatz dieser Körperteile zur Pollenextraktion (MÜLLER 1995, 1996a, 1996b, 2004). Solche Strukturen sind meist artspezifisch und dienen manchmal als Schlüsselmerkmale für die Bestimmung (z. B. *Rophites* – EBMER & SCHWAMMBERGER 1986).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Die angewendeten Verhaltensweisen entstammen großteils einem ancestralen Verhaltensrepertoir, das zu verschiedensten Zwecken, etwa bei Nestbauhandlungen, eingesetzt werden kann. Sonikation z. B., d. h. das gegeneinander in Bewegung Bringen von Partikeln bzw. Auflockern von Gemengen, auch Lösen schwacher Bindungen durch hochfrequenten Schall, von Bienen und Grabwespen durch Zittern der indirekten Flugmuskulatur erzeugt, wird von beiden Taxa vielfach beim Ausschachten von Erdbauten verwendet, ist also eine ancestrale Verhaltensweise. Viele, aber nicht alle Bienenarten vermögen diese Methode jedoch auch anzuwenden, um Pollen aus den poriziden Antheren mancher Blütenpflanzen auszuschütteln („buzz pollination" – BUCHMANN 1983, THORP 2000) und damit zu gewinnen. Porizide Antheren verbergen ihre Pollen in den Schläuchen und entlassen bei Summ-Bestäubung einen Teil durch schmale Schlitze nach außen. Honigbienen verfügen nicht über die Methode der Sonikation und können daher Pflanzen mit poriziden Antheren nicht bestäuben. Von manchen Bienen wird Sonikation zur Erleichterung der Pollenernte auch bei Blüten mit anderer Pollenverfügbarkeit eingesetzt (BUCHMANN 1985). Ein bemerkenswertes Beispiel dafür liefert MÜLLER (1996b): Die europäische Pelzbiene *Anthophora furcata*, spezialisiert auf nototribische Lamiaceae, selten Scrophulariaceae, presst ihren Kopf gegen deren Antheren und schüttelt durch Sonikation die Pollenkörner zwischen besonders geformte Haare ihres Clypeus. *Anthophora furcata* nistet nicht in der Erde, sondern in selbstgenagten Gängen in morschem Holz (WESTRICH 1989), verfügt aber trotzdem über die Möglichkeit der Sonikation. Umgekehrt wendet die Blattschneiderbiene *Megachile deceptoria* laut hörbar Sonikation zum Ausschachten ihrer Erdbauten an (K. M.), eine Anwendung beim Pollensammeln ist nicht bekannt und nicht zu erwarten, da die Megachiliden mit wenigen Ausnahmen (z. B. *Megachile willughbiella* aus einer anderen Untergattung) Sonikation nicht zum Pollensammeln einsetzen (THORP 2000). Ähnliche Verhältnisse wie bei der Sonikation würde man vermutlich auch bei anderen zum Pollenernten eingesetzten Verhaltensweisen finden.

Es zeigt sich auch bei der Futtersuche so wie schon bei der Behandlung der Eusozialität und des Brutparasitismus, dass ancestrale Verhaltenselemente bei verschiedenen Taxa in unterschiedlichen Verhaltenszusammenhängen funktionell werden können. Die Evolution nutzt offenbar besonders im Verhaltensbereich die Möglichkeit, genetisch vorgegebene Elemente entwicklungsbiologisch in verschiedener Weise zu kombinieren und daraus artspezifische Verhaltensmuster zu konstruieren. Darüber hinaus verfügen viele polylektische Arten über plastisches Verhalten, das je nach Bedarf eingesetzt werden kann. Jedoch sind diesbezüglich meist nur Fallbeispiele und anekdotische Beobachtungen bekannt geworden. Gründliche vergleichende Untersuchungen über die beim Pollensammeln qualitativ und quantitativ im Kontext bestimmter Blüten angewendeten Verhaltensweisen, ihr Ursprung und ihre sonstige Funktion, ihre Variabilität und allenfalls Unterlegung und Verstärkung durch morphologische Strukturen fehlen im Sinne einer Bienen-Ethologie mit Ausnahme einiger weniger, dafür aber vorbildlicher Beiträge (z. B. MÜLLER 1995, 1996a, b, MÜLLER & BANSAC 2004, WESTRICH 1989) leider fast vollkommen und sind wegen der Geschwindigkeit der Verhaltensabläufe wohl auch nur unter hohem technischen Aufwand und ausgeklügelten experimentellen Anordnungen durchzuführen.

Die Umlagerung des Pollens in die Transportspeicher erfolgt durch modifizierte Putzbewegungen der Beine (MICHENER 2000), wobei der „Zuständigkeitsbereich" der Beinpaare für die Körperregionen sich zwischen höheren Taxa geringfügig ändern kann, indem z. B. die Mittelbeine mehr oder weniger weit auf den Thorax übergreifen (JANDER 1976, THORP 1979, WESTRICH 1989). Zum Pollen-Umlagern setzen sich manche Bienenarten nach dem Besuch einer Serie von Blüten auf ein Blatt oder dgl. und führen etwa 30 Sekunden, manchmal auch länger die entsprechenden Putzbewegungen aus, um nachher weiter zu sammeln oder zum Nest zu fliegen. Andere Arten führen diese Tätigkeit vermutlich im Schwebflug (MÜLLER & BANSAC 2004) oder bereits an den Blüten durch.

Der Pollentransport erfolgt entweder in bestimmten, räumlich abgegrenzten und anatomisch dafür ausgestatteten Bereichen der Körperoberfläche (Scopae und Körbchen) oder selten mehr diffus in größeren, durch die Art der Behaarung dafür geeigneten Körperregionen wie Teilen der Tergite des Metasomas (*Systropha*) oder zusätzlich zur Beinbürste ventralen Teilen des Meso- und Metasomas (einige *Lasioglossum*-Arten) (THORP 1979, WESTRICH 1989). Wenige Taxa transportieren Pollen ausschließlich im Kropf, z. B. Euryglossinae, Hylaeinae (MICHENER 2000), ihnen fehlen dann externe Pollentransport-Speicher. Andere sind wahrscheinlich Kropfsammler wie 11 von etwa 35 Arten der *Colletes fasciatus*-Gruppe mit reduzierten Scopae (KUHLMANN 2006) oder teilweise Kropfsammler wie die Arten der Gattungen *Ceratina* und *Xylocopa* (WESTRICH 1989). Bei manchen Gruppen (z. B. den Gattungen *Melitta*, *Melitturga*, *Eucera* u.a.) werden die Pollen nach der Umlagerung mit Nektar befeuchtet und so zum Nest transportiert (WESTRICH 1989, weitere Beispiele MICHENER 2000).

Die Art und Lage der Pollenspeicherung für den Transport ist zwischen höheren Taxa (Familie, mindestens Gattung) sehr verschieden, innerhalb davon aber mit ganz wenigen Ausnahmen recht einheitlich. Dieser

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

grundsätzlichen phylogenetischen Konservativität und damit geringen Evolutionsgeschwindigkeit in der Art und Lage der Transportsysteme steht eine große evolutive Dynamik in deren Ausgestaltung gegenüber. Unterschiede in der Behaarung von Bürsten, Körbchenumrandungen und anderen zum Pollentransport dienenden Strukturen dienen in den Bestimmungsschlüsseln einiger Bienengattungen, z. B. *Andrena*, *Eucera*, als Untergattungs- oder Artmerkmale (SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997, RISCH 1997). Pollen variieren je nach Pflanzenart stark in der Größe, in der Form, der Struktur ihrer Außenhülle und in der Haftfähigkeit. Die Struktur der Haare der Transporteinrichtungen muss mit den Eigenschaften des zu transportierenden Pollens korrespondieren, um die erforderliche Effizienz des Transports im Hinblick auf Haftung, Packungsdichte und Aufnahmemenge an Pollen erzielen zu können. Haare der Transporteinrichtungen können verschieden dick, lang, steif oder wollig, dichter oder weniger dicht gestellt sowie verschieden eng und lang gefiedert sein.

Die Haarbildung der Transportbürsten zeigt bei Arten aus verschiedenen Taxa, aber mit gleicher Pollenspezialisierung, oft auffällige Konvergenzerscheinungen. Z. B. besitzen auf Asteraceen spezialisierte Oligolegen der Gattungen *Andrena*, *Colletes* und *Eucera* meist auffällig dicht und lang gefiederte Scopalhaare. Ein besonders bemerkenswertes Beispiel von Konvergenz bietet eine Gilde von Bienen, die im südöstlichen Mittelmeerraum oligolektisch an kleinköpfigen Dipsacaceen sammelt: Die Haare der Schienenbürsten von *Andrena cubiceps*, *Eucera furfurea* und die der Bauchbürste von *Osmia bisulca* sind ähnlich lang und biegsam, ähnlich locker gestellt und weisen eine ähnliche Fiederung auf; insgesamt sind sie untereinander viel ähnlicher als zu den im gleichen Gebiet fliegenden Verwandten der drei Arten (K. M.). Generalisten besitzen, wie zu erwarten, Sammelbürsten ohne auffallende Extreme, variieren aber untereinander, sodass von der Ausprägung der Sammelbürste her die Bevorzugung bestimmter Pollenwirte, die man bei den meisten Generalisten feststellen kann, verständlich wird.

Veränderungen in den genannten Aspekten des Haarkleids einer Bienenart haben sowohl thermophysiologische Bedeutung, besonders wenn sie dorsale und laterale Haarpartien betreffen, als auch Bedeutung für die Pollensammelpotenz, vor allem im ventralen Bereich, im Gesicht und an den Beinen und sind daher für die Mikroevolution von großer Bedeutung, da sie in evolutionsbiologisch relativ kurzer Zeit auftreten können. Deutliche Unterschiede in der Ausgestaltung von Haaren bestimmter Körperpartien lassen sich bei manchen Arten schon auf der Ebene von Subspezies oder Populationen feststellen (z. B. *Andrena pilipes*-Komplex – SCHMID-EGGER & PATINY 1997, SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997; *Andrena bimaculata*-Komplex – K. M.). Sie sollten daher in Hinkunft hinsichtlich ihres Anpassungswertes stärker beachtet werden. Aus den Haarzellen der Bienenepidermis entstehen, gesteuert durch Entwicklungsprogramme, während der Metamorphose bei jeder Art in spezifischer Weise an der Körperoberfläche regional sehr verschiedene Gebilde: Haare unterschiedlichster Ausprägung, Borsten, Schuppen. Es bedarf also nur einer Umprogrammierung der Haarzellsteuerung an einer bestimmten Stelle, um dort Gebilde wachsen zu lassen, wie sie vielleicht anderswo an der Oberfläche desselben Körpers schon entstehen. Jede Änderung im Haarkleid hat hohe adaptive Bedeutung, da sie die mögliche Habitat-Wahl sowohl im Hinblick auf das Mikroklima als auch auf die Blütenpräferenz mitbestimmt.

Mehrfach wurde bereits betont, dass die Effizienz des Pollensammelns, d. h. der Ertrag relativ zur aufgewendeten Zeit, einen wichtigen Fitnessfaktor darstellt. Die Selektion, die in diesem Fall hauptsächlich durch Konkurrenzdruck, Brutparasitismus und ungünstige Witterung ausgeübt wird, bevorzugt jene Individuen, die in der Lage sind, auf dem „Bestäubungsmarkt" (RAINE et al. 2006) aus dem Vollen zu schöpfen, die Zeit der „offenen Tür" zum Nest für Brutparasiten möglichst kurz zu halten und günstige Wetterperioden effizient auszunützen. Deshalb ist beim Einsatz aller während des Pollensammelns benötigter sinnesphysiologischer, neuroethologischer und Verhaltensfähigkeiten ein Abgleich zwischen der Genauigkeit der Durchführung und der Geschwindigkeit der Lösung der zu bewältigenden Aufgaben zu erwarten (siehe CHITTKA & RAINE 2006). Bei Hummeln wurden individuelle Unterschiede in der Geschwindigkeit vs. Genauigkeit beim Lösen von Aufgaben im Zusammenhang mit dem Ressourcensammeln gefunden. Es gab also flotte und pedantische Hummeln. Die flotten Hummeln konnten durch Pönalisierung falscher Entscheidungen zu mehr Genauigkeit veranlasst werden (CHITTKA et al. 2003). Auch in diesem Zusammenhang wird wieder die Lernfähigkeit von Bienen deutlich. Wo immer genetisch bedingte individuelle Unterschiede in einer Bienenpopulation auftreten, können diese der Selektion unterliegen. Dies trifft auch für die Lage des Gleichgewichts zwischen Geschwindigkeit und Genauigkeit der Durchführung von Aufgaben beim Ressourcensammeln zu.

Pollenbedarf

MÜLLER et al. (2006) haben den Pollenbedarf von Bienen für die Versorgung ihrer Brut quantifiziert und auf Grund ihrer Ergebnisse eine Regressionsgleichung aufgestellt, mit Hilfe derer man aus dem mittleren Trockengewicht einer Bienenart angenähert den Bedarf an Pollenvolumen für die Versorgung einer Brutzelle er-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

rechnen kann. Bei Oligolegen kann weiters aus der Kenntnis des Pollengehalts der Wirtsblüten auf die Zahl der dafür benötigten Blüten bzw. Pflanzen geschlossen werden. Z. B. würde nach dieser Berechnung die 8-11 cm lange *Osmia brevicornis* im Durchschnitt das Pollenangebot von 3 Pflanzen des Schweizer Schöterichs *Erysimum rhaeticum* für die Verproviantierung einer Larve aufwenden müssen. Da in der Praxis hauptsächlich wegen der Tätigkeit von Konkurrenten nur etwa 40 % des gesamten Pollens einer Blüte für ein Bienenweibchen verfügbar seien (MÜLLER et al. 2006), würde das in der Realität 7,5 Pflanzen für eine, 112,5 Pflanzen für 15 Larven bedeuten. Diese Anzahl von Larven wird in den zellenlosen Nestern der Art häufig gefunden (WESTRICH 1989). Eine Teilpopulation mit nur 10 Weibchen der *O. brevicornis* würde bereits 1.125 Pflanzen für die Versorgung ihres Nachwuchses benötigen, eine Zahl, die an den Standorten der auf Trockenrasen und Felshängen locker verteilten Pflanze (LAUBER & WAGNER 1996) an einem Standort selten erreicht werden wird. Die Populationsdichte der *O. brevicornis* kann daher, wenn die Berechnungen richtig sind, bei einer Abhängigkeit von dieser Futterpflanze nicht hoch sein, außer die Konkurrenz um die Wirtspollen ist geringer als in der Berechnung angenommen, die Zahl der Nachkommen pro Nest ist reduziert oder es wachsen noch andere Pollenwirte im Habitat. In Ostösterreich erreicht *O. brevicornis* an vielen Stellen mit *Brassica-*, *Sinapis-* oder *Sisymbrium-*Fluren und damit viel größerem Blütenangebot pro Flächeneinheit sowie ausreichend Nistgelegenheiten manchmal Dichten, die sehr viel höher sind als die, die mit *Erysimum rhaeticum* in der Schweiz theoretisch erreicht werden könnten. (K. M.). Dieses Beispiel macht sichtbar, wie stark die Populationsdichte von Bienen von der Art und Dichte der verfügbaren Futterpflanzen abhängt.

Ein Beispiel für den Einfluss der regional gewählten Wirtspflanze auf die erreichbare Populationsdichte einer Biene liefert *Andrena tscheki*. Diese auf Brassicaceen spezialisierte Frühlingsbiene nutzt im pannonischen Österreich, wohl aus mikroklimatischen Gründen, hauptsächlich das in lichten Wäldern und Gebüschen wachsende Turmkraut (*Turritis*) als Pollenwirt. Das Kraut wächst zerstreut und pro Pflanze stehen nur wenige Blüten für die Pollenernte zur Verfügung. Die Weibchen benötigen viele Pflanzen für eine Pollenladung, die Dichte der von *Turritis* abhängigen Tiere ist daher sehr gering. An ganz wenigen Stellen kommt in Waldnähe *Alyssum montanum* vor. Dieser in vielblütigen Aggregationen wachsende Kreuzblütler bietet pro Flächeneinheit wesentlich mehr Pollen als *Turritis*, die Populationsdichte von *Andrena tscheki* steigt auf das drei- bis vierfache an, wenn *Alyssum montanum* statt *Turritis* als Pollenwirt genutzt werden kann (K. M.).

Bei Berechnungen, ob eine flächenbezogene Blütendichte eine bestimmte Zahl an Bienenweibchen mit dem nötigen Pollen versorgen kann, ist vom Aktionsradius der Bienen beim Sammeln auszugehen. Dieser wird im Mittel bei etwa 150-250 m im Umkreis des Nestes liegen (siehe WESTRICH 1989), bei kleinen Arten weniger, bei großen manchmal mehr. Große, besonders eusoziale Bienen können zur Futtersuche mehrere km fliegen, doch sind solche Distanzen die Ausnahme. Je näher die Futterquellen am Nest liegen, desto schneller kann dieses verproviantiert werden, desto höher ist der Fitnessgewinn für die sammelnden Weibchen und desto günstiger wird die Populationsentwicklung sein. Die Einbeziehung des Pollenbedarfs von Bienen in die Planung von Schutzmaßnahmen ist von entscheidender Bedeutung für den Erfolg von Erhaltungsbestrebungen (siehe MÜLLER et al. 2006). In Ostösterreich gehören heute falsche Pflegemaßnahmen in Naturschutzgebieten, wie z. B. die Radikalmahd pannonischer Streuwiesen zur falschen Zeit und die Intensivbeweidung von Felssteppen, pannonischen Saumflächen und Sukzessionsstadien in Trockenlebensräumen, zu den Hauptursachen für die Dezimierung der Reste der Bienenfauna, die die agrarischen Veränderungen im letzten Drittel des vorigen Jahrhunderts dort überlebt haben (K. M.).

Pollen ist die für das Wachstum der Entwicklungsstadien notwendige Protein-Nahrung. Die Protein-Gehalte von Pollen verschiedener Pflanzen betragen zwischen 2,5 und 60 %, die Gehalte der von Bienen besammelten Pflanzenarten bewegen sich zwischen mindestens 15 und 60 % (ROULSTON et al. 2000). Die Endgröße einer Bienenlarve und damit auch die Größe der daraus geschlüpften Biene steigen bei *Lasioglossum zephyrum* linear mit dem Protein-Gehalt des gefressenen Pollens zwischen 20 und 37 % um etwa 25 %, darüber hinaus werden adverse Einflüsse beobachtbar (ROULSTON & CANE 2002). Unterschiedlicher Protein-Gehalt des Pollens verschiedener Pflanzenarten scheint von sammelnden polylektischen Bienen jedoch nicht wahrgenommen zu werden. Bei der Entscheidung des Weibchens über die zukünftige Größe eines Nachkommens durch Zuteilung einer bestimmten Pollenmenge kann deshalb der Protein-Gehalt des Pollens nicht mitberücksichtigt werden und kann daher die zugedachte Größe verzerren (ROULSTON & CANE 2002). MÜLLER et al. (2006) argumentieren, dass der Protein-Gehalt verschiedener Pollen die Gültigkeit des von ihnen mathematisch formulierten Zusammenhangs zwischen Pollenbedarf und Bienengewicht nur unwesentlich beeinflusst. Experimentell wurde mehrfach nachgewiesen, dass oligolektische Bienenlarven auch auf anderen als den arteigenen genützten Pollen gut gedeihen, sodass anzunehmen ist, dass nicht diätetische Anforderungen der Larven oder die Pollenqualität, sondern Fitness-fördernde Verhaltensspeziali-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

sierungen beim Pollensammeln die Entstehung der Oligolektie beeinflussten (WCISLO & CANE 1996).

Konkurrenz um Pollen; Schwankungen im Pollenangebot

Bienen verteilen sich beim Pollensammeln nicht gleichmäßig auf die in einem Gebiet vorkommenden entomophilen Blütenpflanzen, sondern bevorzugen bestimmte Pflanzenarten auffällig und meiden andere weitgehend. Die bevorzugten Pflanzen dienen sowohl mehreren oligo- als auch polylektischen Bienenarten als Pollenwirte. Sie zeichnen sich durch Vielblütigkeit, eine lange Blütezeit, große Mengen an leicht erntbarem Pollen und gut erreichbarem Nektar aus, blühen verlässlich zur Hauptflugzeit der lokalen Bienenfauna, wachsen in dichten, persistierenden Fluren und bieten daher eine vorhersehbare Ressourcenfülle (WCISLO & CANE 1996). Ein derartiges Angebot an Pollen und Nektar in der Nähe des Nestes reduziert für ein Bienenweibchen erheblich die Suchkosten, steigert die Ernteeffizienz und hilft damit, die Zahl der Nachkommen zu maximieren. Häufig gibt es Pflanzen, die in den genannten Merkmalen den bevorzugten Pflanzenarten sehr ähnlich, manchmal sogar mit diesen nahe verwandt sind und trotzdem von Bienen eher gemieden werden. Die Ursachen für dieses Phänomen sind nicht bekannt (MICHENER 2000). Bienenarten, die obligat oder fakultativ das gleiche Pollenangebot nutzen, bezeichnet man als Gilde.

In Nordamerika gelten Sonnenblumen (*Helianthus*) als Beispiel für einen Pollenwirt für eine größere Bienengilde (WCISLO & CANE 1996, MICHENER 2000). In den Agrarlandschaften Mitteleuropas gehören einige Ruderalpflanzen, wie z. B. bestimmte *Sisymbrium*-Arten, *Melilotus* und *Carduus acanthoides* zu den von Bienen bevorzugten Arten. In einer neu entstandenen Flur einer dieser Pflanzen wird die Zahl der Pollen-sammelnden Bienen-Individuen von Jahr zu Jahr rasch bis zu einer Dichte ansteigen, bei der nicht mehr genügend Pollen vorhanden ist, um allen eine effiziente Ernte zu ermöglichen. Konkurrenz um die Ressourcen bestimmt nun die weitere Entwicklung. Die schnelleren, geschickteren, anatomisch und im Verhalten besser auf die Ausbeutung der spezifischen Ressource eingestellten Arten bzw. Individuen haben jetzt einen Vorteil, werden einen größeren Anteil an Pollen lukrieren als die Generalisten und sich deshalb besser vermehren. Das Verhältnis zwischen Spezialisten und Generalisten wird sich also zu Gunsten der ersten Gruppe verändern. Unter den Spezialisten wird die Konkurrenz zu einer räumlichen, tages- und jahreszeitlichen Vernischung führen. Die Generalisten werden teilweise auf andere Pollenquellen ausweichen.

Leider gibt es nur wenige Untersuchungen zum Thema „Konkurrenz um Futterressourcen" zwischen Bienen, durch die dieses Szenario bestätigt wird (MINCKLEY et al. 1994). Meist steht die Konkurrenz zwischen Wild- und Honigbienen oder die Konkurrenz zwischen Hummelarten im Vordergrund des Forschungsinteresses (siehe WESTRICH 1989). Deshalb sei hier auf eigene anekdotische Beobachtungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der *Sisymbrium*-Gilde auf zwei verschieden alten Brachen im pannonischen Ostösterreich, die überwiegend mit *Sisymbrium* bestanden waren, zurückgegriffen. Die beiden Brachen lagen etwa 20 km voneinander entfernt und wurden zur gleichen Jahreszeit, etwa in der Mitte der Blühzeit von *Sisymbrium*, besucht:

Beispiel 1: Auf der seit 2 Jahren bestehenden Brache waren 80 % der Individuen der *Sisymbrium*-Gilde Generalisten (*Andrena pilipes*, *A. chrysopyga* u. a.), 20 % Spezialisten (*Andrena truncatilabris*, *Osmia brevicornis*). Die Sättigungsdichte von Bienen an *Sisymbrium* war nicht einmal zu 10 % erreicht.

Beispiel 2: Auf einer seit 5 Jahren bestehenden Brache waren 25 % der Individuen Generalisten (*A. pilipes*, *A. chrysopyga*, *A. combinata* u a.), 75 % dagegen Spezialisten (*Andrena nobilis*, *A. truncatilabris*, *A. oralis*, *A. niveata*, *Lasioglossum trichopygum*, *Osmia brevicornis*). Der Gesamtbestand von Bienen an *Sisymbrium* bewegte sich nahe der Sättigungsdichte. Unter den Spezialisten stellte die größte Art, *A. nobilis* 50 % der Individuen, die zweitgrößte, *A. truncatilabris*, 30 %. Die *A. nobilis*-Weibchen waren ziemlich frisch geschlüpft, eine größere Zahl von Männchen patrouillierte noch über dem Teil des *Sisymbrium*-Bestandes, in dem die Weibchen sammelten. *A. truncatilabris* war teilweise etwas abgeflogen, nur mehr ein Männchen patrouillierte. Die wenigen *A. oralis*-Weibchen waren bereits stark abgeflogen, von *A. niveata*, *L. trichopygum* und *O. brevicornis* wurde nur mehr je 1 Exemplar gefunden. Die Spezialisten schlüpften also jahreszeitlich in der Reihenfolge zunehmender Größe, was natürlich Zufall sein könnte. *A. nobilis* besetzte den dichtesten und breitesten Teil der *Sisymbrium*-Flur, *A. truncatilabris* Bereiche, in denen sich der *Sisymbrium*-Bestand verschmälerte, die anderen und die Generalisten wurden in den Randzonen gefunden. Diese Befunde widersprechen zumindest der vorher aufgestellten These nicht, dass in einer Konkurrenzsituation Spezialisten sich besser durchsetzen als Generalisten und dass Spezialisten dazu tendieren, einander räumlich und jahreszeitlich auszuweichen.

Als Pollenwirte oligolektischer Bienen dienen auch Pflanzen mit anderer Wuchsform, Blütendichte und Ökologie als die genannten Ruderalarten, wie z. B. *Campanula* spp., *Allium*, *Linum* etc. Solche Arten zeigen in gemäßigten Klimazonen oft vom Witterungsverlauf abhängig starke jährliche Schwankungen in der Blüten-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

bildung, sodass in manchen Jahren mit vermindertem Blütenangebot starke intra- und interspezifische Konkurrenz unter den Pollengästen entstehen wird. Dementsprechend findet man auch unter den Sammelgilden solcher Pflanzengruppen jahreszeitliche und räumliche Differenzierungen zwischen den Bienenarten.

In seltenen Fällen blüht eine als Pollenwirt fungierende Pflanze in einem Jahr lokal gar nicht. Dies zieht den völligen Zusammenbruch der betroffenen Teilpopulation eines obligaten Oligolegen nach sich, wobei es vermutlich zur Abwanderung der verpaarten Weibchen kommt. In dem bereits angeführten Fall des Zusammenbruchs einer niederösterreichischen Teilpopulation von *Osmia mocsaryi* nach dem völligen Ausbleiben der Blüte ihrer Wirtspflanze *Linum flavum* vor Ort wurde erst 10 Jahre später ein Wiederauftreten festgestellt (MAZZUCCO & ORTEL 2001), nach 17 Jahren war die Population noch nicht einmal auf die Hälfte der vor dem Zusammenbruch vorhandenen Individuenzahl angewachsen (K. M.).

Für das optimale Funktionieren der mutualistischen Beziehung zwischen Bienen und ihren Wirtspflanzen sollte die Phänologie der Partner synchronisiert sein. Die Synchronisation zwischen dem Beginn der Wirtsblüte und dem Erscheinen einer oligolektischen Biene ist in den gemäßigten Klimazonen jedoch häufig ungenau. Manchmal erscheinen oligolektische Bienenweibchen früher als die Blüten ihrer Wirtspflanzen (siehe auch WCISLO & CANE 1996), in manchen Jahren erst um Wochen später. Als Beispiel aus Ostösterreich sei für den ersten Fall das um etwa 10 Tage verfrühte Auftreten der *Andrena mocsaryi*-Weibchen gegenüber der Hauptblütezeit ihres ausschließlichen Pollenwirts *Ornithogalum* im Jahr 2000 angeführt. Für den zweiten Fall sei der um 14 Tage verspätete Flugbeginn der *Colletes graeffei*-Weibchen im Vergleich zur Blüte von *Allium flavum*, ihrer einzigen Pollenquelle, im Jahr 2005 genannt. In beiden Fällen wird die Nutzung des Pollenangebots durch den Oligolegen und damit wahrscheinlich dessen Fitness zeitlich eingeschränkt, im zweiten Fall vermutlich stärker. Trotz dieses Selektionsdrucks scheint eine bessere Synchronisation schwer erreichbar zu sein, wie beliebig vermehrbare Beispiele in der Art der angeführten zeigen. Unklar ist, wodurch Bienenweibchen erkennen, wann sie abwandern müssen, weil keine Blüten zu erwarten sind wie im Beispiel der Gelbleinbiene und wann sie das Aufblühen ihres Pollenwirts abwarten können.

In bestimmten ökologischen Situationen hat die Evolution statt zu verbesserter Synchronisation zwischen der Phänologie von Wirtsblüte und Flugzeit zu obligater Abwanderung und zum aktiven Aufsuchen von Lebensräumen mit geeignetem Blütenangebot geführt. In den Wüstengebieten im Südwesten Nordamerikas wird das Blühen der lokalen Flora durch Regenfälle ausgelöst, die unregelmäßig und unvorhersehbar und an verschiedenen Stellen zu verschiedenen Zeiten fallen. ROZEN & BUCHMANN (1990) untersuchten eine aus über eineinhalb Millionen Nestern bestehende Aggregation der nordamerikanischen großen Wüstenbiene *Centris caesalpiniae* (Fam. Anthophoridae) und fanden, dass die frisch geschlüpften Weibchen alle nach der Verpaarung aus dem Nistgebiet verschwanden und auch in 1,5 km Umkreis nicht mehr gefunden werden konnten. Sie stellten weiters fest, dass das Schlüpfen der Art und die Blütezeit des Hauptpollenwirts, des Kreosotbusches (*Larrea tridentata*), nicht synchronisiert waren, weil dieser schon verblüht war, während die Bienen erst zur Hälfte an der Erdoberfläche erschienen waren. Das Verlegen der Nistplätze nach einer Saison oder wenigen Brutzyklen, das man auch bei einigen anderen großen amerikanischen Wüstenbienen finde, sei vermutlich eine Strategie gegen den Brutparasitismus (ROZEN & BUCHMANN 1990). Ein bei Bienen wahrscheinlich weit verbreitetes fakultatives Verhalten, bei Mangel an arteigenen Wirtsblüten das Geburtsgebiet zu verlassen, ist im Falle dieser großen Wüstenbienen zu einer obligaten Lebensstrategie geworden Die Größe der Bienen macht sie für den Flug über weitere Strecken geeignet. Neben der Distanzierung von Brutparasiten ist mit der Abwanderung auch ein verstärkter Genaustausch über das Verbreitungsgebiet der Art hinweg verbunden.

Umgekehrt kann die Evolution einer verbesserten Synchronisation zwischen Blüten- und Bienenphänologie in einem solchen Lebensraum zu verstärkter genetischer Isolation und genetischer Differenzierung von Teilpopulationen führen. Bei der kleinen oligolektischen und kommunal nistenden Wüstenbiene *Macrotera portalis* wurden Regenfälle als Auslöser für das Schlüpfen nachgewiesen (DANFORTH 1999). Die genetische Differenzierung zwischen Teilpopulationen der Art war tatsächlich außergewöhnlich hoch (DANFORTH et al. 2003). Es wurde vermutet, dass allochrone Isolation von Teilpopulation in diesen Gebieten auch bei der Artbildung eine Rolle spielen und mitverantwortlich für die hohe Artenzahl an Bienen in den Wüstengebieten des amerikanischen Südwestens sein könnte (DANFORTH 1999).

Auch der tageszeitliche Verlauf des Pollenangebots kann Anlass zu Nischenbildungen beim Pollensammeln geben. Bei den meisten entomophilen Blütenpflanzen der gemäßigten Klimabereiche ist das Pollenangebot morgens am höchsten. Bereits die ersten an den Blüten sammelnden Bienen können den vorhandenen Pollen um ein Drittel reduzieren (WCISLO & CANE 1996). Im Verlauf des Tages wird der Pollenstand durch veschiedene

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Konsumenten, in erster Linie Bienen, aber auch andere Hymenopteren wie Blattwespen, Käfer etc. weiter verringert. Da viele Bienen mittags ihre Pollensammelaktivität vermutlich aus thermophysiologischen Gründen einstellen, schließen sich auch manche Blüten bereits um diese Zeit wieder (Löwenzahn, Wegwarte etc.). Als erste Biene an der Wirtsblüte zu sein, wäre also ein Vorteil. Andererseits bevorzugen Hummeln zum Pollensammeln die Mittagszeit, wahrscheinlich weil dann Pollen trockener und leichter zu handhaben sind (PEAT & GOULD 2005). In der Praxis ist die Sammelaktivität bei den meisten Bienenarten in Mitteleuropa im Mai/Juni zwischen 9 und 12 Uhr am höchsten. Die Arten unterscheiden sich zu dieser Jahreszeit eher in der Zeit der Beendigung der Aktivität als an den Beginnzeiten, wobei auch dies wieder thermophysiologisch bedingt sein wird. Anders mag die Situation im zeitigen Frühling, März/April, sein. Bessere Thermoregulierer wie *Anthophora plumipes*, Hummeln und *Osmia cornuta* können zu dieser Jahreszeit früher am Tag aktiv werden und die Aktivität später beenden als andere, schlechter regulierende Arten. Das große Blütenangebot und die breite Polylektie vieler Frühjahrsarten bewirken jedoch, dass Konkurrenz um Pollen nur in Sonderfällen Bedeutung erlangt.

Einen interessanten Fall von tageszeitlicher Differenzierung beim Pollensammeln boten drei auf einer südostgriechischen Insel vorkommende kleine polylektische Blattschneiderbienen aus der *Eutricharea/Neoeutricharea*-Gruppe: Zur Flugzeit der ersten Generation standen in manchen Gebieten des gemeinsamen Vorkommens nur zwei ergiebige Pollenquellen zur Verfügung: *Thymus capitatus* und *Ononis hispanica* (= *O. natrix*), wobei sich Hauhechel (*Ononis*) größerer Beliebtheit, auch bei anderen Bienen, erfreute. *Megachile semicircularis* und *M. dimidiativentris*, die beiden geringfügig kleineren Arten, sammelten an den Blüten beider Pflanzen, eine nahe mit *M. pilipes* verwandte, noch unbeschriebene Art jedoch nur auf *Ononis*. In auffälligem Kontrast zu den beiden ersten *Megachile*-Arten und anderen polylektischen Bienen erschien die *M. pilipes*-Verwandte in großer Zahl bereits um neun Uhr, einer für das Mediterran ungewöhnlichen Pollensammelzeit, an den Blüten der Hauhechel, während die anderen beiden Arten ebenso zahlreich, aber erst eine Stunde später daran zu sammeln begannen, zu einer Zeit, als *M. pilidens* aff.-Weibchen bereits die ersten Pollenladungen in die Nester geflogen hatten. Die Zahl der Bienenindividuen an Hauhechel war wahrscheinlich in der Nähe der Sättigungsdichte, auch weil einige große Bienen (*Nomia unidentata*, *Andrena variabilis* etc.) daran sammelten (K. M.).

Vornehmlich in den Wüstengebieten im Südwesten der USA und in den Neotropen gibt es eine Reihe von Dämmerungs- und nachtaktiven Bienen, die Blüten nutzen, die nächtens ihre Ressourcen, wohl in erster Linie für Nachtschmetterlinge, anbieten. (WCISLO & CANE 1996). Eher als das Ausweichen vor Pollenkonkurrenz gelten bei den Wüstenarten thermophysiologische Gründe (HEINRICH 1993), bei den tropischen Arten das Ausweichen vor Nestparasiten (WCISLO et al. 2004) als ultimate Ursachen für die Evolution dieses Verhaltens. Andere Bienen sammeln Pollen in einem zweigipfeligen Aktivitätsrhythmus im Einklang mit dem Ressourcenangebot ihres Pollenwirtes (STONE et al. 1999). Uns scheint, dass in den tageszeitlichen Beziehungen zwischen Bienen und Blüten in erster Linie thermophysiologische Beschränkungen das Aktivitätsmuster der Bienen bestimmen und sich aus populationsgenetischen Gründen die rascher evoluierbaren Pflanzen leichter an die Aktivität von Bienen anpassen können als die langsam evoluierenden Bienen an ein zeitlich festgelegtes Ressourcenangebot von Pflanzen.

Evolutionsbiologische Aspekte des Ressourcensammelns

Alle nicht-parasitischen Bienenarten lassen sich hinsichtlich der Wahl ihres Larvenproviants auf einer Skala anordnen, die von eng oligolektisch bis breit polylektisch reicht. In dem Maß, wie der Einfluss angeborener Auslöser für die Pollenwahl von eng oligolektisch bis breit polylektisch abnimmt, nimmt die Bedeutung erlernter Signale und Erfahrungen zu. Angeborene Farbpräferenzen lassen sich zwar selbst bei breiten Polylegen wie den Hummeln noch experimentell nachweisen (RAINE et al. 2006), spielen aber nur mehr für die ersten Blütenkontakte eine Rolle und werden schnell durch assoziatives Lernen und Erfahrung in den Hintergrund gedrängt. Bei Hummeln wurden sowohl hinsichtlich der angeborenen Farbpräferenz als auch der Lernfähigkeit individuelle, Populations- und Artunterschiede festgestellt, was der Mikroevolution die Möglichkeit zur Selektion von regionalen Anpassungen gibt (RAINE et al. 2006).

Obligat oligolektische Bienen hingegen erkennen das arteigene Pollenfutter ausschließlich über angeborene optische und olfaktorische Signale, z. B. bestimmte Geruchsstoffe im Pollenkitt. DOBSON & BERGSTRÖM (2000) ermittelten das Protoanemonin im Pollenkitt von Hahnenfuß als Auslöser für das Erkennen der Wirtspflanze bei naïven *Chelostoma florisomne*-Weibchen, DÖTTERL et al. (2005) fanden 1,4-methoxy-benzol aus Weidenblüten in gleicher Funktion für *Andrena vaga*. Lernen spielt auch bei obligaten Oligolegen eine wichtige Rolle: Die Funktion der genannten Duftstoffe für das Erkennen des artspezifischen Pollens wurde rasch abgelöst durch die assoziativ erlernten und auf weitere Distanz wirksamen Gerüche der ganzen Pflanze (DOBSON & BERGSTRÖM 2000, DÖTTERL et al. 2005), die

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

schließlich neben optischen Signalen allein die Bienen zum richtigen Pollenwirt leiteten. Andere als die artspezifisch verwendeten Pollen können bei obligaten Oligolegen noch nicht als potentielles Aufzuchtfutter erkannt werden, bei fakultativen Oligolegen ist diese Ausweitung der Lernfähigkeit bereits möglich, aber nur dann, wenn kein artspezifischer Pollen vorhanden ist.

Nach dem Erkennen der „richtigen" Pollen bei oligolektischen Bienen oder dem Erlernen „günstiger" Pollen bei polylektischen Arten sind es die vermutlich aus verschiedenen ancestralen Verhaltensweisen zusammengesetzten Sammeltechniken, die je nach der Breite des gesammelten Pollenspektrums mehr oder weniger plastisch, d. h. mehr oder weniger durch Lernen modifizierbar sein können. Wiederum wird sich auf der Skala von obligat oligolektisch bis breit polylektisch das Verhältnis von angeborener Verknüpfung zu erlernter Kombination von Verhaltenselementen in Richtung Lernen verändern. Morphologische Gegebenheiten („Anpassungen") können die Nutzung des Pollens bestimmter Pflanzen erleichtern oder erschweren.

Lange wurde unter Melittologen diskutiert, ob Oligolektie oder Polylektie unter den Bienen als ancestral zu betrachten sei (siehe WCISLO & CANE 1996). Die allgemeine evolutionsbiologische Vorstellung, dass der Weg der Evolution vom Generalisten zum Spezialisten führt, schien für Polylektie als plesiomorphe Kondition und Oligolektie als den abgeleiteten Zustand zu sprechen, doch fiel schon früh auf, dass viele basale Zweige von Bienen-Kladen überwiegend aus Oligolegen zusammengesetzt waren (MICHENER 2000). Die unter Einbeziehung morphologischer und molekularbiologischer Kriterien durchgeführten Untersuchungen von DANFORTH et al. (2006) über die Bienen-Phylogenese ergaben, dass die überwiegend oligolektischen Melittidae an der Basis der Bienen-Evolution stehen und liefern daher ein sehr starkes Argument für die Ansicht, dass Oligolektie der ancestrale Zustand sei.

Der Übergang von Oligolektie zu Polylektie, d. h. die Bewegung auf unserer Skala zwischen obligater Oligolektie und breiter Polylektie von links nach rechts, scheint unter der Voraussetzung, dass nicht extreme morphologische und Verhaltensspezialisierungen diesen Weg erschweren, evolutionsbiologisch relativ leicht möglich zu sein und hat sich im Verlauf der Phylogenese öfters ereignet. MÜLLER (1996a) untersuchte das Pollensammelverhalten der Anthidiini Europas, Nordafrikas und Kleinasiens und setzte es zu deren Phylogenese in Beziehung. Er stellte fest, dass es mindestens vier Übergänge von Oligo- zu Polylektie gegeben haben musste.

Auch der umgekehrte Weg von der Polylektie zur Oligolektie wurde in der Phylogenese der Bienen mehrfach beschritten (MINCKLEY et al. 2000, MICHENER 2000, SIPES & TEPEDINO 2005), die Evolution zur Polylektie ist also reversibel. Beide Übergänge erfordern eine Veränderung im Verhältnis der Bedeutung von angeborenen zu erlernten Signalen bei der Erkennung von Futterpollen.

Die dritte Möglichkeit einer evolutiven Veränderung des Sammelverhaltens ist der Übergang von einer Gruppe (Gattung, Familie) von Pollenwirten zu einer anderen, also ein Wechsel der Futterpflanzen innerhalb der Oligolektie. Diese evolutive Veränderung scheint im Verlauf der Phylogenese jedenfalls nicht häufiger vorgekommen zu sein als die zwischen verschieden breiten Sammelvalenzen (siehe MINCKLEY et al. 2000, MÜLLER 2006a).

Im Vergleich zur Gesamtzahl der Artbildungen während der Phylogenese der Bienen spielt Artbildung durch einen Wechsel des Pollenwirts selbst in Gattungen mit hohem Anteil an Oligolegen, die auf Pflanzen verschiedener Familien spezialisiert sind, eine geringe Rolle: In einer Gruppe von 25 Arten der amerikanischen Gattung *Diadasia* (Fam. Apidae) scheint im Verlauf der Evolution ein Wechsel des Pollenwirts nur viermal vorgekommen zu sein, die Mehrzahl der Speziationen hatte andere Ursachen (SIPES & TEPEDINO 2005).

Übergänge zu bestimmten Pflanzengruppen sind häufiger zu beobachten als andere. Z. B. sind Wechsel oligolektischer Bienen von diversen Pflanzengruppen auf Asteraceen im Verlauf der Phylogenese mehrfach feststellbar (*Dasypoda* – MICHEZ et al. 2004, *Eucera* – RISCH 1999, *Megachile* – MÜLLER & BANSAC 2004 etc.). Asteraceen sind eine phylogenetisch relativ junge, ubiquitär vorkommende Pflanzenfamilie mit starker Radiation, in Köpfchen zusammengefassten Infloreszenzen und meist leicht erreichbarem Pollen.

Als Weg zu einem derartigen Übergang scheint eklektische Oligolektie, wie bereits festgestellt, eine günstige Voraussetzung zu bieten, da hier kein angeborenes, sondern ein während der Entwicklung erworbenes Erkennungsschema für die Futterpollen vorliegt. Geschlechterfindung durch Suchflüge der Männchen an den Wirtspflanzen und eine wollige Ventralbehaarung, damit ein hoher Anteil an passiv aufgenommenen Pollen sind weitere Voraussetzungen, die eine Artbildung durch Wechsel der Pollenwirte erleichtern.

Eine Änderung im Pollensammelverhalten kann in evolutionsbiologisch kurzer Zeit erfolgen: Die 21 *Larrea tridentata*-Spezialisten der amerikanischen Wüsten hatten weniger als 30.000 Jahre, nämlich die Zeitspanne, seit der *Larrea* von dort bekannt ist, Zeit, sich von Oli-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

golegen anderer Pollenwirte bzw. von Polylegen zu *Larrea*-Oligolegen zu entwickeln. Keine der Bienenarten stammt von Ausgangsformen ab, die auf südamerikanischen *Larrea*-Arten oder auf anderen Zygophyllaceen sammeln (WCISLO & CANE 1996, MINCKLEY et al. 2000).

Einige Bienengattungen sind außerordentlich konservativ in ihrer obligat oligolektischen Blütenpräferenz, z. B. *Macropis*, *Systropha*, *Proteriades* (MICHENER 2000). Eine Artbildung mit Wechsel des Pollenwirts hat in diesen Gattungen im Verlauf der Phylogenese offensichtlich nicht stattgefunden.

Bei der Bewertung der Bedeutung von morphologischen und Verhaltensmerkmalen im Dienste des Ressourcensammelns muss so wie bei allen anderen Merkmalen immer die Möglichkeit eines Verlustes der früheren Funktion durch eine Veränderung der Lebensumstände berücksichtigt werden. RAINE et al. (2006) untersuchten z. B. die adaptive Bedeutung des berühmten Schwänzeltanzes der Honigbiene, mittels dessen Sammelbienen im Stock ihren Kolleginnen Lage und Entfernung einer reichen Ressourcenquelle anzeigen. Sie unterdrückten experimentell in manchen Stöcken die Möglichkeit zu tanzen und verglichen das Sammelergebnis in diesen Stöcken mit dem von Stöcken, in denen die Bienen tanzen konnten. In Europa konnte überraschenderweise kein Unterschied festgestellt werden. Führte man das gleiche Experiment in tropischen Wäldern durch, war das Ergebnis der Bienen, die den Schwänzeltanz korrekt durchführen konnten, um mehr als das Fünffache besser als das der am Tanz gehinderten. Die Autoren nehmen an, dass der Schwänzeltanz ein Relikt aus der Zeit sei, in der Vorfahren der Honigbiene tropische Wälder bewohnten (RAINE et al. 2006).

Die Beziehung zwischen Pflanzen und ihren Bienenbestäubern

Blütenökologie ist nicht Thema dieser Arbeit. Der interessierte Leser sei auf ausgezeichnete Bücher (HESS 1983, BARTH 1991, WASER & OLLERTON 2006, siehe dazu auch WESTRICH 1989) und Übersichtsartikel (WESTERKAMP 1996) verwiesen. Hier sei nur auf ganz wenige für das Verständnis der Bienenevolution wichtige Aspekte eingegangen.

Bienen müssen daran interessiert sein, in möglichst kurzer Zeit möglichst viele Ressourcen sammeln zu können. Pflanzen sind daran interessiert, möglichst wenig Pollen und Nektar für möglichst hohe Bestäubungseffizienz zu bieten (WESTERKAMP 1996, MÜLLER 1996b). Pflanzen können die Wahrscheinlichkeit einer Fremdbestäubung erhöhen, indem sie die Zahl der Bestäuberarten durch Erschwerung des Zugangs zur „Belohnung" (Nektar, Pollen) verringern, ohne aber auf nur eine Art angewiesen zu sein. Bienen sind besonders ideale Bestäuber, weil sie beim Ressourcensammeln rasch von Blüte zu Blüte fliegen. Oligolektie und Blütenkonstanz polylektischer Bienen sind Eigenschaften, die auch den zu bestäubenden Pflanzen entgegenkommen. Vom Standpunkt der Pflanze aus sollten Bienen nicht zu viele Pollen in einer Blüte bekommen, weil sie dann weniger Stationen auf ihrem Sammelkurs absolvieren müssen, bis ihre Transportbehälter voll sind. Bienen sind im Gegensatz dazu daran interessiert, möglichst wenige Stationen anfliegen zu müssen, bis ihre Transporteinrichtungen gefüllt sind. Aus diesem Interessenskonflikt zwischen Pflanze und Bestäuberbiene wird ein Abgleich der Interessen in der Weise resultieren, dass die Pflanze gerade genügend Pollen bietet, um den Bestäuber am Abwandern zu einer günstigeren Pollenpflanze zu hindern. Manchen Pflanzen gelingt es, ohne Verlust von Ressourcen und zu deren Schaden Bienen anzuziehen, indem sie sie mit Bienen-spezifischen Sexuallockstoffen oder Ressourcen-versprechenden Lock-Arrangements ködern (PAULUS & GACK 1990, AYASSE et al. 2001, WONG & SCHIESTL 2002, SCHIESTL 2005). Manchen Bienen gelingt es, auf von der Pflanze nicht vorgesehenem Weg, also ohne Bestäubungsdienste zu leisten, zu Ressourcen zu gelangen, die für eigentlich andere Arten vorgesehen wären (siehe WESTRICH 1989). Aus diesen teils gemeinsamen, teils entgegengesetzten Interessen hat Selektion das Spektrum jener überwiegend mutualistischen Pflanzen-Bienen-Beziehungen geformt, dem wir heute begegnen, wobei zu beachten ist, dass Pflanzen gewöhnlich schneller evoluieren können als Bienen. Als „Interessen" werden hier potentielle Fitnessgewinne verstanden.

Eine echte Koevolution, also eine symmetrische Spezialisierung zwischen einer Pflanzen- und einer Bienenart (-gattung), findet man sehr selten, am ehesten zwischen Öl-sammelnden Bienen und ihren Wirtspflanzen (BUCHMANN 1987, MICHENER 2000). In diesen Fällen können auffallende morphologische Entsprechungen („Anpassungen") zwischen Sammeleinrichtungen der Bienen und Blütenbau der Bienenwirte festgestellt werden (VOGEL 1974, 1976, 1984, 1986). In den mutualistischen Beziehungen zwischen Pflanzen und ihren Bestäubern dominieren hingegen asymmetrische Spezialisierungen, d. h. Beziehungen zwischen einem Spezialisten und einem Generalisten (VÁSQUEZ & AIZEN 2004). Asymmetrische Spezialisierungen fördern die Langzeitkoexistenz und erleichtern die Aufrechterhaltung der Biodiversität (BASCOMPTE et al. 2006)

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

3.2. Populationsstruktur, Mobilität, Populationsdynamik und Paarungssysteme

3.2.1. Populationsstruktur

Nur selten sind Bienenarten über eine klimatisch passende Landschaft kontinuierlich verteilt. Nicht einmal 10 % der in Niederösterreich nachgewiesenen rund 610 Bienenspezies besiedeln ihr Verbreitungsareal mehr oder weniger gleichmäßig. Es handelt sich dabei durchwegs um Arten, die in ihren Ansprüchen an Mikroklima, Blütenangebot und Nistplatz wenig wählerisch sind. Die große Mehrheit der im Land heimischen Bienen kommt jedoch fleckenartig zerstreut in der Landschaft vor, bildet also eine Metapopulationsstruktur aus. Die Teilpopulationen können je nach Art und deren Grad an Stenözie mehr oder weniger weit voneinander entfernt und mehr oder weniger groß sein. Bei Bienen mit dieser Verbreitungsstruktur handelt es sich um Arten mit stenöken Habitatansprüchen. Der Anspruch, einen Neststandort, der z. B. hohe Entwicklungstemperaturen gewährleistet, ein ausreichend großes Blütenangebot einer bestimmten Pflanzenart und eventuell artspezifische Nestbaumaterialien in einem geeigneten Mikroklima und in einer Distanz zueinander, die sich nicht nachteilig auf die Zahl der Nachkommen auswirkt, vorzufinden, ist eben nur an bestimmten Stellen der Landschaft zu erfüllen (siehe auch WESTRICH 1996). Unmittelbar einsichtig ist dies bei Arten, die nur in Sand- oder Salzböden nisten, deren Vorkommen an Löss gebunden ist oder die selten vorkommende Pflanzen als Pollenwirte nutzen, aber auch alle anderen fleckenartig verbreiteten Arten haben eng definierte Habitatansprüche.

KLEMM (1996) und WESTRICH (1996) vermuten, dass die Primärhabitate einer großen Zahl von Bienenarten West- und Zentraleuropas vor der Rodung und Agrarisierung der Landschaft durch die Dynamik von Flusssystemen geschaffen wurden. Es ist anzunehmen, dass in einer solchen sich ständig verändernden Landschaft Metapopulationsstrukturen vorherrschten, ebenso bei Bienen anderer damaliger Primärhabitate wie Felssteppen, Sandlebensräumen und offenen Waldstellen (KLEMM 1996, WESTRICH 1996). WESTRICH (1996) beschreibt natürliche Habitate der beiden Mauerbienen *Osmia dalmatica* und *O. andrenoides* auf Felssteppen in Südwesteuropa und stellt fest, dass jeweils nur 6-10 Weibchen jeder Biene pro Vorkommen und Jahr zu beobachten waren. Ähnliche Erfahrungen machten wir mit der Blattschneiderbiene *Megachile flabellipes*, die Felssteppen in Niederösterreich bewohnt, wenn genügend große Bestände ihres Pollenwirts *Centaurea stoebe* vorhanden sind. Dies ist nur an wenigen, 2-50 km voneinander entfernten und durch für die Art unbesiedelbares Gelände getrennten Stellen der Fall. Die Vorkommen umfassten jeweils nicht mehr als 4-10 Weibchen. Insgesamt sind jährlich kaum mehr als 50 Weibchen in einem etwa 930 km² großen Gebiet vorhanden. Der Bestand ist seit mindestens 70 Jahren stabil. Zweifellos sind Arten mit derartiger Metapopulationsstruktur inzuchtresistent und können auch keine single-locus-Geschlechtsbestimmung besitzen. Mit den Vorstellungen von der „minimal viable population size" (SHAFFER 1981) sind solche Befunde nicht leicht in Einklang zu bringen, zumal die haplodiploiden Bienen nur Dreiviertel der effektiven Populationsgröße aufweisen wie diploide Arten und eine Metapopulationsstruktur die effektive Populationsgröße weiter verringert (WHITLOCK & BARTON 1997). PACKER et al. (2005) untersuchten die genetische Variation von oligolektischen im Vergleich zu polylektischen Bienen in der Atacama-Wüste in Chile und fanden eine deutliche Reduktion der genetischen Vielfalt. Sie führten dies auf die stärkere Isolierung der Spezialisten-Populationen voneinander, also die stärkere Metapopulationsstruktur und die damit verbundene geringere effektive Populationsgröße zurück.

Die meisten Bienen der Fauna Niederösterreichs sind wahrscheinlich mit der Ausbreitung des Ackerbaues von Anatolien über das Ostmediterran und die pannonischen Ebenen bis an die Grenze des Pannonikums, manchmal auch etwas weiter, gelangt. Sie sind ausgesprochen trockenheitsliebend und unterscheiden sich diesbezüglich von der Fauna im Westen Europas.

In diesen alten Ackerbaugebieten herrschte eine unglaubliche Blütenfülle von Ruderalpflanzen. Man kann dies heute noch in Anatolien, schon seltener im Ostmediterran und in den pannonischen Ebenen, wo man bereits die Wirkung von Herbiziden zu schätzen gelernt hat, beobachten. Wenn sich in diesen Lebensräumen aus edaphischen oder geomorphologischen Gründen Teilpopulationen ausbildeten, dann waren sie sehr groß.

In Ostösterreich hat die Agrarreform in den Siebzigerjahren des letzten Jahrhunderts solche Flächen stark reduziert und fragmentiert. Reste der einstigen Blütenpracht sind nur mehr in kleinräumig strukturierten Weinbaugebieten, im Bereich von Schottergruben, seltener auf Acker- oder Industriebrachen und auf Bahndämmen zu finden. Manche Bienen der alten Agrarlandschaft sind in der Lage, eine Metapopulationsstruktur mit sehr kleinen Teilpopulationen zu bilden und auf diese Weise insgesamt eine ausgeglichene Populationsdynamik zu entwickeln. Die auf Ochsenzunge (*Anchusa*) spezialisierte Sandbiene *Andrena nasuta* ist dafür ein Beispiel. Andere Arten, wie die ebenfalls auf *Anchusa* sammelnde Seidenbiene *Colletes nasutus*, können dies offenbar nicht. Sie kommen heute nur mehr in Bereichen vor, die wegen der großen räumlichen Ausdehnung blütenreicher Ruderalflächen eine große Po-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

pulation tragen können. Solche Gebiete gibt es in Niederösterreich jedoch nur mehr zwei bis drei. Andere Arten, die nur in solchen Gebieten überlebt haben, sind z. B. *Colletes collaris*, *Melitturga clavicornis*, *M. praestans*, *Andrena gallica*, *Tetralonia hungarica*, *Halictus patellatus* und *Lasioglossum elegans*, alles Arten, die noch vor 70 Jahren in Niederösterreich viel weiter verbreitet waren als heute (siehe auch MAZZUCCO 2001). Die Gründe für die unterschiedliche Fähigkeit, sich in fragmentierten Lebensräumen zu behaupten, sind nicht bekannt. Sie könnten im genetischen Bereich (sl-CSD!) oder aber in Unterschieden im Mobilitätsverhalten liegen.

Zur Theorie der Metapopulationen sei der Leser auf einschlägige Bücher (HANSKI & GILPIN 1997, HANSKI 1999) und Übersichtsarbeiten (WHITLOCK & BARTON 1997, PANNELL & CHARLESWORTH 2000) verwiesen. Leider wird Haplodiploidie darin wenig berücksichtigt.

3.2.2. Mobilität

Bienenweibchen bewegen sich zum Pollensammeln selten weiter als 250 m von ihrem Nest weg (WESTRICH 1989, 1996 und darin zit. Literatur). Auch das Heimfindevermögen bei Translokationsexperimenten sinkt ab etwa dieser Distanz unter 50 % (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002). Je weiter weg von ihrem Nest Weibchen transferiert wurden, desto länger brauchten sie, zurück zu finden. Größere Arten haben einen weiteren Aktionsradius als kleinere. Bienen und Hummeln können ihre Sammelflüge auf mehrere km ausdehnen, ebenso manche Euglossini und *Xylocopa*-Arten (WESTRICH 1989, GATHMANN & TSCHARNTKE 2002). Allgemein gilt für Bienen: Je näher Nest und Pollenquelle beisammen liegen, desto günstiger ist dies aus den bereits in den vorangegangenen Abschnitten besprochenen Gründen für den Bruterfolg.

Wie funktioniert die Metapopulationsdynamik bzw. wie kommen die Besiedlung neu entstandener und die Wiederbesiedlung aufgegebener Lebensräume zustande? Jeder neu entstandene, bienenfreundlich gestaltete Garten, auch wenn er weitab von gleichartigen Biotopen gelegen ist, jede neue Ackerbrache mitten in bienenfeindlichem Matrixgelände, jede neu entstandene Insel im Meer viele km von der Küste entfernt (HAESELER 1988) wird im Lauf der Zeit von Bienen kolonisiert, wobei die Reihenfolge des Erstauftretens einzelner Arten kaum vorhersehbar ist und oftmals bemerkenswerte Überraschungen an seltenen Arten birgt. Wo kommen diese Tiere her?

Der kritische Zeitraum für eine allfällige aktive Abwanderung eines Bienenweibchens aus dem Bereich des mütterlichen Nestes liegt in der Zeit unmittelbar nach dem Schlüpfen und nach der Verpaarung. Zu diesem Zeitpunkt kann eine Abwanderung entweder mehr oder weniger obligat oder reaktiv auf Grund temporär fehlender Voraussetzungen für ein Verbleiben am Geburtsort, z. B. wegen einer Änderung des Mikroklimas oder des Ressourcenangebots, erfolgen.

Obligate Abwanderungen von nordamerikanischen Wüstenbienen aus dem Nistgelände ihrer Mütter beschreiben ROZEN & BUCHMANN (1990). BISCHOFF (2003) beobachtete ein Verschwinden von 50 % der frisch geschlüpften Weibchen von *Andrena vaga* aus den Nestaggregationen und vermutet obligate Auswanderung als eine Art Risikostreuungsstrategie im Hinblick auf mögliche Überschwemmungen des Nistgeländes. Keines der von ihr individuell markierten verschwundenen Weibchen wurde in unmittelbar benachbarten Nistaggregationen wiedergefunden, sodass die Auswanderung über weitere Strecken erfolgt sein musste. Populationsgenetische Studien von Mohra et al., zitiert in BISCHOFF (2003), ergaben, dass die *Andrena vaga*-Aggregationen entlang des Rheintales untereinander eine sehr geringe genetische Differenzierung aufwiesen, was die These einer obligaten Teilauswanderung und damit ständigen genetischen Durchmischung der Gesamtpopulation stützt. Genfluss über das europäische Verbreitungsgebiet hinweg wurde von NEUMANN & SEIDELMANN (2006) auch für die geringe genetische Differenzierung bei *Osmia rufa*, festgestellt durch Mikrosatellitenanalyse, verantwortlich gemacht. Lediglich die Tiere Zyperns unterschieden sich deutlich von den anderen 9 untersuchten Populationen.

Auf eine reaktive Abwanderung vom Geburtsort auf Grund einer Verschlechterung der Habitatqualität kann nur indirekt durch das Verschwinden einer Biene von ihrem Nistplatz geschlossen werden. Eine Teilabwanderung von Bienenweibchen könnte auch durch starken intra- oder interspezifischen Konkurrenzdruck veranlasst werden. Wahrscheinlich tritt ein solches Ereignis häufig ein, jedoch sind die konkreten Auslöser für die Entscheidung, abzuwandern oder am Schlüpfort zu verbleiben, nicht bekannt. BEVERIDGE & SIMMONS (2006) stellten, wiederum mit Hilfe von Mikrosatellitenanalysen, eine geringe genetische Differenzierung zwischen 13 Populationen der australischen Wüstenbiene *Amegilla dawsoni* fest und vermuten, dass Blütenmangel durch ausbleibende Regenfälle in manchen Gebieten die dortige Population zum Auswandern veranlasst und damit Panmixie zwischen den Populationen herbeiführt.

Übe die zurückgelegten Distanzen im Zuge solcher Abwanderungen ist wenig bekannt. Aus der Besiedelungsgeschichte einiger neu entstandener nordfriesischer Inseln durch Bienen (HAESELER 1988) muss geschlossen werden, dass Entfernungen bis zu 20 km von den meisten Bienenarten im Laufe der Zeit überwunden werden können. Andererseits zeigen Feldbeobachtungen recht deutlich, dass neu entstandene Habitate im

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Umkreis von starken Vorkommen einer Bienenart („central" oder „core populations" – siehe WESTRICH 1996) viel schneller gefunden werden als dort, wo solche Vorkommen nicht vorhanden sind. Selbst potentielle Habitate, die durch breite Flächen unbesiedelbaren Geländes von Zentralpopulationen getrennt sind, werden u.U. aufgefunden: Eine kleine Ansammlung von etwa 30 *Inula hirta*-Pflanzen auf einer Wiese mitten im Wienerwald wurde von 2 Weibchen des auf pannonischen Trockenrasen vorkommenden *Inula*-Oligolegen *Tetralonia fulvescens* besammelt. Das nächste bekannte Vorkommen dieser Art liegt 3,5 km entfernt und ist durch zusammenhängendes Waldgebiet von der kleinen Exklave getrennt (K. M.)

Andererseits werden für eine bestimmte Bienenart geeignete Habitate lange nicht gefunden, wenn keine größeren Vorkommen dieser Art in der Nähe sind: Die auf Malven spezialisierte Langhornbiene *Tetralonia macroglossa* bildet in einem größeren Gebiet an der Ostgrenze Niederösterreichs an bestimmten Stellen teils große Bestände. In dieser Gegend werden wie im zuletzt gegebenen Beispiel sogar wenige Pflanzen der Strauchpappel *Lavatera thuringiaca*, die entlang einem Forstweg mitten in einem großen Wald wachsen, über eine Distanz von 2 km von einem größeren Vorkommen hinweg aufgefunden und ausgebeutet. Ein potentielles Habitat mit ausreichendem Bestand an *Lavatera thuringiaca* in 50 km Entfernung wurde jedoch im Verlauf von 25 Jahren nicht besiedelt (K. M.).

Gelegentlich beobachtet man deutliche Ausbreitungen von Bienenarten. Eine Arealausweitung von Bienenarten kann verschiedene Ursachen haben:

1. Ein Ausbreitungshindernis wurde überwunden. Ein solches Ausbreitungshindernis könnte in einem Gebirgszug oder in klimatisch für die Biene ungeeigneten Landschaften bestehen.

Zu dieser Kategorie gehört im Osten Österreichs wahrscheinlich *Andrena lagopus*. Sie wurde 1975 im burgenländischen Seewinkel und 1991 erstmals an der Ostgrenze Niederösterreichs festgestellt (GUSENLEITNER 1984, ZETTEL et al. 2002). Die Überwindung baumlosen, trockenen Geländes vom Seewinkel über 20 km nach Norden scheint nicht auf direktem Weg möglich gewesen zu sein, da sie erst 16 Jahre später an der Ostgrenze Niederösterreichs gefunden wurde. Von dort breitete sie sich bis 2004 70 km entlang der Donau in durchwegs mikroklimatisch geeignetem Gelände nach Westen aus. Dies bedeutet eine pro Jahr zurückgelegte Strecke von etwa 5 km, was etwa der maximalen Abwanderungsdistanz von Bienenweibchen dieser Größe vom Geburtsort weg entsprechen wird. *Andrena lagopus* ist zwar wärmeliebend, meidet aber zu trockenes Mikroklima. Sie ist eine westeuropäische Art (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002), die offenbar die für sie klimatisch ungeeigneten Gebiete des Alpenvorlandes und der inneralpinen Täler erst umgehen musste, um nach Niederösterreich zu gelangen.

2. Das Klima hat sich verändert. Die Änderung von Klimawerten im letzten Jahrzehnt hat sich in Niederösterreich in erster Linie durch einen Rückzug feuchtigkeitsliebender Arten aus den trockenen Bereichen des Pannonikums (K. M.) und Zunahme der Teilpopulationen wärmeliebender Arten innerhalb ihres Verbreitungsareals (z. B. *Megachile pilicrus* – ZETTEL et al. 2002) manifestiert. Doch gibt es auch ein Beispiel für Neuauftreten und fortschreitende Besiedlung durch eine mediterrane Biene: *Ceratina nigrolabiata* wurde erstmals 1997 an der Ostgrenze Niederösterreichs festgestellt und besiedelt heute fast den ganzen pannonischen Bereich des Landes (siehe auch ZETTEL et al. 2002). Vermutlich wird die kleine Art manchmal übersehen, doch kann die Ausbreitungsgeschwindigkeit nicht kleiner gewesen sein als die von *Andrena lagopus*. Die Distanz vom Punkt des Erstauftretens zum westlichsten derzeitigen Vorkommen würde eine Ausbreitungsgeschwindigkeit von 5,5 km pro Jahr nahe legen.

3. Eine Bienenart hat sich durch eine qualitative Mutation verändert (siehe 3.1.1.) und kann nun neue Klimabereiche besiedeln. Auf das möglicherweise hierher passende Beispiel der Ausbreitung von *Megachile lapponica* (SCHMID-EGGER 1988) wurde bereits hingewiesen.

Windverdriftung von Bienen kommt zweifellos häufig vor. Besonders Männchen, die viel mehr Zeit für das Fliegen aufwenden als Weibchen, sind davon betroffen. Einige Beispiele vermutlicher Verdriftung 13 bzw. 7 km über das Meer, haupsächlich Männchen betreffend, hat HAESELER (1988) zusammengestellt. In Wien treten nach Stürmen die Männchen von *Andrena danuvia* auffällig an verschiedenen Stellen der Innenstadt auf, die zwar Blüten bieten, aber zum Nisten nicht geeignet sind. An der Nordküste der griechischen Insel Samos trieben nach einem heftigen Fallwind von den dort steil ansteigenden Bergen tausende von Bienen, in der Mehrzahl Honigbienen, aber auch zahlreiche Wildbienen wie z. B. *Andrena limata*, im Wasser einer Meeresbucht (K. M.).

Mit Windvertriftung oder Flucht vor Trockenheit hat vielleicht auch das erratische Auftreten einzelner südlicher Bienenarten weit jenseits ihrer Arealgrenze in Ostösterreich zu tun. Beispiele dafür sind *Nomia diversipes*, *Andrena bisulcata* (Pachinger mdl.) *Andrena cordialis* (PACHINGER 2003), *Lasioglossum mesosclerum* (Hölzler mdl.) etc. Gelegentlich gelingt es einer dieser Arten, ei-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

ne kleine Population aufzubauen (*Nomia diversipes*, *Andrena bisulcata*), doch bricht diese nach wenigen Jahren meist wieder zusammen. Diese Art von Auftreten unterscheidet sich von einer langsamen Ausbreitung dadurch, dass Individuen einer Art plötzlich gleichzeitig an weit auseinanderliegenden Stellen gefunden werden, im nächsten Jahr die Art aber von den meisten dieser Plätze wieder verschwunden ist.

Bienen sind keine Weitwanderer. Wegen der ausschließlichen Verwendung von Kohlehydraten für den Flug sind sie nicht geeignet für Langstreckenflüge und müssen, wenn sie über größere Distanzen fliegen, zwischendurch Nektar trinken. Deshalb ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass beim Auftreten der vorher genannten Arten mehr als 100 km weit vom kontinuierlich besiedelten Areal entfert Windverdriftung im Spiel ist.

Die Besiedlung verschiedener großer Inseln der Erde im Verlauf der Bienenevolution durch Verdriftung von Bienen über das Meer wird von MICHENER (2000) diskutiert. Auch FULLER et al. (2005) halten eine Ausbreitung der Gattung *Braunsapis* (Allodapini) 450 km über das Meer von Afrika nach Madagskar für die wahrscheinlichste Erklärung der vorhandenen Daten. Sie schlagen entweder Windverdriftung oder Flößen der Larven in ihren Holznestern als Weg vor und meinen, dass auf diese Weise sogar der Indische Ozean über Zwischenaufenthalte auf heute versunkenen Inseln von Bienen überwunden werden konnte.

3.2.3. Populationsdynamik

Solitäre Erdbodennister produzieren gewöhnlich im Verlauf ihres Imaginallebens nicht mehr als 5-10 mit Eiern belegte Brutzellen. Das ist eine Reproduktionsrate, die der von Primaten gleicht (MINCKLEY & ROULSTON 2006). Stängelnister scheinen durchschnittlich etwas mehr Nachwuchs zu haben, MÜLLER et al. (1997) geben deshalb unter günstigen Bedingungen 10-30 Zellen für alle solitären Bienen an. Eusoziale Arten können einige Dutzend bis über hundert Nachkommen haben. Hoch eusoziale Arten haben die höchsten Reproduktionsraten.

Das Geschlechterverhältnis des Nachwuchses solitärer Arten ist bei günstiger Ressourcenlage ausgeglichen. *Megachile rotundata* produziert unter schlechten Bedingungen mehr männliche als weibliche Zellen (PETERSON & ROITBERG 2006).

Eine ausgeglichene Populationsentwicklung kann bei Erdbodennistern noch erreicht werden, wenn etwa 50 % der Zellen parasitiert oder von Mikroben befallen sind (BOHART et al. 1960).

Nur wenige eurytherme Bienenarten (z. B. *Andrena flavipes*, *A. ovatula*) können in gemäßigten Klimazonen zwei Generationen zu klimatisch verschiedenen Jahreszeiten ausbilden. Stenotherme Arten unterliegen thermophysiologischen Beschränkungen nach oben und nach unten und können nur dann bivoltin sein, wenn beide Flugzeiten ein annähernd gleiches Temperaturspektum bieten. Bei *Andrena fulvicornis* und *A. limata* ist dies der Fall. Die Sandbiene *Andrena proxima* bildet im Pannonikum nur eine Frühjahrsgeneration aus, in den kühleren Landesteilen tritt zusätzlich im Spätsommer die Form *A. alutacea* auf, die entweder eine zweite Generation von *A. proxima* darstellt oder bereits eine eigene Art ist. In einigen anderen Fällen ist der Status zweier zu verschiedenen Jahreszeiten fliegender Formen ebenfalls nicht endgültig geklärt (z. B. *Andrena flavilabris/decipiens*). Zusätzliche Schwierigkeiten bereitet möglicher partieller Bivoltinismus: Die ersten „Generationen" von *Andrena bluethgeni* und *Andrena limata* umfassen um eine Zehnerpotenz weniger Individuen als die zweiten, sodass die Frage zu stellen ist, ob es sich bei ihnen um partiellen Bivoltinismus oder um verschobene Flugzeiten handelt. Bei *Megachile apicalis*, die in heißen Klimazonen zwei Generationen produziert, wurde allerdings festgestellt, dass die Weibchen der ersten Generation ihre Brutzellen mit weniger Futter versorgen und dafür mehr davon anlegen, während die Weibchen der zweiten Generation umgekehrt handeln, sodass die zweite Generation zahlreicher, dafür aber kleiner ist als die erste, die erste umgekehrt größer, aber weniger zahlreich (KIM & THORP 2001). Die vielen offenen Fragen im Zusammenhang mit dem Voltinismus sollten rasch mittels molekularbiologischer Methoden gelöst werden. Qualitative genetische Veränderungen, die zu unterschiedlichen Flugzeiten von Teilpopulationen führen, könnten eine sympatrische, allochrone Speziation einleiten, weil damit eine genetische Isolation verbunden ist. Das Artenpaar *Andrena rosae/eximia* mag ein Beispiel dafür sein. Wegen der starken Abhängigkeit der Flugfähigkeit der Bienen vom Mikroklima können jahreszeitliche Verschiebungen von Flugzeiten ein Bereich sein, in dem Evolution nach VIA (2002) erlebbar wird.

3.2.4. Paarungssysteme

Die Methoden der Partnerfindung, die von Bienenmännchen eingeschlagen werden, hängen davon ab, ob die Weibchen monandrisch oder polyandrisch sind. Sind die Weibchen monandrisch, d. h. paaren sie sich nur einmal, werden die Männchen bei der Partnersuche am erfolgreichsten sein, wenn sie beim Erscheinen eines unverpaarten Weibchens als erstes zur Stelle sind. Die sehr starke Konkurrenz unter den Männchen um die Weibchen führt einerseits zu einer Selektion, die Proterandrie, d. h. das Ausschlüpfen der Männchen vor den Weibchen, fördert, andererseits eine bemerkenswerte Rastlosigkeit der Männchen auf Weibchensuche. Der

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Beobachter hat den Eindruck, dass Männchen zu den Tageszeiten, zu denen Weibchen zu erwarten sind, unentwegt in hastigem Flug, nur manchmal unterbrochen durch kurzes Nektarsaugen, die potentiellen Rendezvousplätze entlang patrouillieren und auf diese Weise gewaltige Flugleistungen erbringen. Taucht ein unverpaartes Weibchen auf, stürzen sich meist mehrere Männchen darauf und kämpfen miteinander heftig um den Besitz. Große Männchen sind bei solchen Kämpfen immer die Gewinner. Bei manchen Bienenarten hat sich ein Männchen-Dimorphismus herausgebildet, bei dem kleine Männchen der Kompetition mit großen Männchen ausweichen und eine völlig andere Paarungsstrategie als die großen Männchen verfolgen, sodass sie zumindest gelegentlich die Chance auf Erfolg haben (z. B. ROZEN & BUCHMANN 1990, siehe auch Kap. 3.1.2). In jedem Fall sorgt die starke Konkurrenz der Männchen untereinander dafür, dass nur die fittesten sich paaren können. Für die Bienengenetik bedeutet das, dass die Selektion gegenüber schwach negativen Mutationen bei den haploiden Männchen im Sinne einer „purifying selection" entscheidend verstärkt und damit eine mögliche Inzuchtdepression verhindert wird (siehe Kap. 2.2).

Drei Varianten des Suchverhaltens von Männchen proterandrischer Bienen kennt man (ALCOCK et al. 1978, EICKWORT & GINSBERG 1980):

1. Patrouillieren über der Nestaggregation. Diese Taktik wird vom überwiegenden Teil der Männchen von Arten ausgeführt, die in Aggregationen nisten. Männchen lokalisieren schlüpfende Weibchen schon olfaktorisch, wenn sie noch nicht an der Oberfläche erschienen sind und graben sich manchmal dem Weibchen entgegen, um die Paarung im Inneren des Nestes zu vollziehen.

2. Patrouillieren an den Blüten der Pollenwirte bei oligolektischen Bienen. Eine große Zahl von blühenden Pflanzen wird in einer mehr oder weniger konstanten Route immer wieder abgeflogen, wobei von Männchen aufgebrachte Duftmarken eine Rolle spielen können (AYASSE et al. 2001).

3. Bestimmte Rendezvousplätze werden von zahlreichen Männchen umschwärmt. Diese Suchform wird von polylektischen, nicht in Aggregationen nistenden Arten gewählt.

Zwischen 1 und 2 gibt es Übegänge: Ein Teil der Männchen kann über der Nestaggregation, ein anderer Teil an den Vorzugspflanzen patrouillieren.

Sind die Weibchen polyandrisch, ist nicht das erste Männchen, mit dem sich das Weibchen paart, im Vorteil, sondern das letzte, weil dessen Spermien als erste zur Befruchtung von Eiern herangezogen werden, daher sind diese Arten proterogyn. In Europa gehören die Arten der Gattungen *Anthidium* und *Panurgus* zu dieser Gruppe (WESTRICH 1989). Die Männchen sind meist größer als die Weibchen und verteidigen Reviere an besonders ergiebigen Nektar- und Pollenquellen. Auch in diesem Fall verstärkt der Stress, das Revier ständig verteidigen zu müssen, die purifying selection.

Alle Bienenmännchen (mit Ausnahme der Honigbiene) sind in der Lage, sich mehrmals hintereinander zu paaren.

Bienenmännchen erkennen paarungsbereite Weibchen olfaktorisch hauptsächlich an einer artspezifischen Pheromonmischung, mit der die abdominale Kutikula imprägniert ist. Auch Pheromone anderer exokriner Drüsen können dabei eine Rolle spielen (AYASSE et al. 2001). Nach der Paarung verliert sich die Attraktivität des Weibchens für Männchen sehr schnell.

Die artspezifischen Sexpheromon-Mischungen der Weibchen unterliegen einer gewissen geographischen Variation (VEREECKEN et al. 2007). Die Komponenten entstammen den gleichen Chemikalien-Klassen, aus denen auch Blütendüfte zusammengesetzt sind, sodass Interferenzen von Blütendüften mit Sexpheromon-Mischungen möglich wären. Ein Signal für potentielle Partner sollte sich aber vom Hintergrund deutlich abheben (BOUGHMAN 2002). Es wäre daher nicht verwunderlich, wenn in verschiedene Richtung wirkende Selektion zu einer geographischen Differenzierung der Pheromonmischungen führte wie im Fall von *Colletes cunicularius* (VEREECKEN et al. 2007). Überraschenderweise bevorzugen Männchen dieser Seidenbiene aber nicht die Weibchen der eigenen Population, sondern die „fremden" Weibchen. Die Pheromondifferenzierung ist also nicht mit assortativem Verhalten der Männchen verknüpft, das eine genetische Differenzierung der Populationen rasch verstärken würde. Eine sexuelle Selektion als Motor für Artbildung ist daher in diesem Fall nicht gegeben.

Morphologisch besonders auffallend ist die artspezifisch sehr verschiedene Ausgestaltung der männlichen Sternite, besonders der distalen (MICHENER 2000). Oft bieten Unterschiede in der Bildung der letzten Sternite die besten Erkennungsmerkmale bei nahe verwandten Arten (siehe z. B. REBMANN 1968, RISCH 1997). Leider ist über die Funktion dieser Strukturen wie überhaupt über Detais des Paarungsverhaltens von Bienen kaum etwas bekannt (siehe WCISLO & BUCHMANN 1995). Wahrscheinlich spielen sie eine Rolle bei der Erkennung des richtigen Partners und unterliegen daher der sexuellen Selektion. Sexuelle Selektion gehört zu den stärksten Triebfedern der allopatrischen Artbildung (LANDE 1981,

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

PANHUIS et al. 2001) und könnte unter bestimmten Voraussetzungen auch zu sympatrischer Artbildung führen (van DOORN et al. 2004). In manchen Gruppen (z. B. *Nomia* – WARNCKE 1976) ist auch der Bau der Beine einer sexuellen Selektion unterworfen.

4. Zusammenfassung

Als wichtigste Bestäuber der meisten Blütenpflanzen spielen Bienen eine zentrale Rolle in vielen Ökosystemen der Erde. Sie gehören zu den 20% terrestrischer Organismen mit dem genetischen System der Haplodiploidie: Die Männchen sind haploid und entstehen aus unbefruchteten Eiern, befruchtete Eier entwickeln sich zu diploiden Weibchen. Da schädliche Mutationen über die haploiden Männchen sofort eliminiert werden, weisen Bienen eine geringe genetische Bürde und niedrige Inzuchtdepression auf. Dies ermöglicht die Existenz sehr kleiner Populationen und Kolonisierungen durch einzelne verpaarte Weibchen. Positive Mutationen werden deutlich schneller fixiert als bei Diplodiploiden und gehen daher in den kleinen Populationen weniger leicht durch Drift verloren. Rasche Selektion schädlicher Mutationen und Allelverluste durch Drift infolge der geringen effektiven Populationsgrößen bewirken, dass die genetische Vielfalt bei Bienen im Durchschnitt nur ein Drittel der anderer Insektengruppen beträgt. Dies bedeutet eine geringere genetische Anpassungsfähigkeit an Umweltveränderungen. Dafür ist die Lernfähigkeit besonders hoch und das Verhalten Kontext-bezogen meist bemerkenswert veränderlich. Mögliche Auswirkungen bestimmter Formen der Geschlechtsbestimmung bei Bienen auf deren Populationsbiologie werden diskutiert.

Die meisten Bienen sind mikroklimatisch stenök. Dies wird einerseits auf die Anforderungen der Flugphysiologie der Imagines, andererseits auf notwendige Bedingungen für die Larvalentwicklung zurückgeführt. Während des Fluges weisen Bienen in den Flugmuskeln Stoffwechselraten und Energieflüsse auf, die zu den höchsten im Tierreich überhaupt beobachtbaren gehören. Diese Leistung kann nur unter bestimmten thermischen Bedingungen stattfinden, da die Funktion der beteiligten Enzyme temperaturabhängig ist. Thermoregulatorische Möglichkeiten der Biene und Mikroklima des Habitats müssen deshalb zueinander passen. Die Veränderung der Temperaturcharakteristik eines an der Flugmuskelarbeit beteiligten Stoffwechselenzyms durch eine Mutation könnte daher zu einer Veränderung des Habitat-Anspruchs und damit zu einer allochronen sympatrischen oder synchronen parapatrischen Populationsdivergenz führen. Die Larvalentwicklung findet bei Bienen in Nestern an sorgsam ausgewählten Standorten statt. Experimentelle Ergebnisse lassen vermuten, dass die Nesttemperatur neben der Auswirkung auf die Gesamtentwicklung besonders die Lernfähigkeit und Verhaltensplastizität der Bienen beeinflusst.

Die ökologische und evolutorische Bedeutung des Sozialverhaltens und des Brutparasitismus werden diskutiert. Zwischen Eusozialität und intraspezifischem Sozialparasitismus gibt es alle Übergänge. Die Königinnen agieren in beiden Fällen aus einer Position der physischen Überlegenheit, Kleptoparasiten unter den Bienen sind hingegen den Nestinhabern meist unterlegen (Ausnahme: *Sphecodes*). Sowohl Sozial- als auch Kleptoparasitismus von Bienen entstehen vermutlich primär meist über intraspezifischen Parasitismus, sekundär durch Wirtswechsel. Bei der Entstehung von Kleptoparasiten aus Nichtparasiten scheinen Präadaptionen und Veränderungen in der Kombination vorhandener Verhaltenselemente eine Rolle zu spielen.

Oligolektie dürfte die ancestrale Form der Blütenpräferenz sein. Übergänge von Oligolektie zu Polylektie sind im Verlauf der Evolution mindestens ebenso häufig vorgekommen wie die Aufspaltung eines Oligolegen in zwei an verschiedenen Pflanzen sammelnde oligolektische Bienen. Der Übergang von Oligo- zu Polylektie erfordert eine Zurückstufung der Bedeutung angeborener Pflanzenerkennungs-Signale zu Gunsten erlernter Merkmale. Eklektische Oligolektie scheint eine Möglichkeit für sym- oder parapatrische Artbildung durch Futterpflanzenwechsel bei Oligolegen zu bieten. Insgesamt aber ist die Zahl der Artbildungen, die auf einen Wechsel der Futterpflanze zurückgeführt werden könnte, im Vergleich zu Artbildungen durch verschiedenes Mikroklima auffallend gering und auf bestimmte Bienengruppen beschränkt. Bei der Beurteilung von „Anpassungen“ der Bienen an die Blütenmorphologie von Pflanzen ist immer zu bedenken, dass die meisten Angiospermen ein höheres Adaptationspotential besitzen als Bienen. Die Bedeutung allometrischer Variabilität bei der Entstehung von „Anpassungen“ wird diskutiert.

Die Reproduktionsrate von Bienen ist mit der von Primaten vergleichbar, lediglich die Generationenfolge ist deutlich schneller. Insgesamt aber haben Bienen im Vergleich zu Dipteren oder anderen holometabolen Insekten eine geringe Evolutionsrate.

5. Danksagung

Für die Beschaffung von Literatur danken wir F. Tobil, F. Gusenleitner, M.A. Fischer, M. Kriechbaum, B. Pachinger und G. Hölzler. F. Gusenleitner danken wir für die Anregung zu dieser Arbeit und unserer Frau und Mutter E. Mazzucco für die Geduld, mit der sie deren Entstehen begleitet hat.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

6. Literatur

ADDICOTT J.F., BRONSTEIN J. & F. KJELLBERG (1990): Evolution of mutualistic life cycles: *Yucca* moths and Fig wasps. — In: GILBERT F. (Ed.), Insect Life Cycles. Genetics, Evolution and Co-ordination. Springer Verl. London-Berlin-Heidelberg-New York-Paris-Tokyo-Hongkong: 143-161.

ALCOCK J. (1996): Site fidelity and homing ability of males of Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Apidae, Anthophorini). — J. Kansas Ent. Soc. **69**: 182-190.

ALCOCK J., BARROWS E.M., GORDH G., HUBBARD L.J., KIRKENDALL L., PYLE D.W., PONDER T.L. & F.G. ZALOM (1978): The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. — Zool. J. Linnean Soc. **64**: 293-326.

ALEXANDER R.D. (1974): The evolution of social behavior. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **5**: 325-383.

ALEXANDER R.D., NOONAN K.M. & B.J. CRESPI (1991): The evolution of eusociality. — In: SHERMAN J.U., JARVIS M. & R.D. ALEXANDER (Eds), The Biology of the Naked Mole Rat. Princeton Univ. Press, Princeton (N.J.).

ALLEN G.R., SEEMAN O.D., SCHMID-HEMPEL P. & R.E. BUTTERMORE (2007): Low parasite loads accompany the invading population of the bumblebee, *Bombus terrestris* in Tasmania. — Insect. Soc. **54**: 56-63.

ANDERSSON M. (1984): The evolution of eusociality. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **15**: 165-189.

ANTOLIN M.F. (1999): A genetic perspective on mating systems and sex ratios of parasitoid wasps. — Res. Popul. Ecol. **41**: 29-37.

AYASSE M. & R.J. PAXTON (2002): Brood protection in social insects. — In: HILKER M. & Th. MEINERS (Eds), Chemoecology of insect eggs and egg deposition. Blackwell Publ. Berlin-Vienna: 117-148.

AYASSE M., PAXTON R.J. & J. TENGÖ (2001): Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera. — Annu. Rev. Ent. **46**: 31-78.

AYASSE M., LEYS R., PAMILO P. & J. TENGÖ (1990): Kinship in communally nesting *Andrena* (Hymenoptera; Andrenidae) bees is indicated by composition of Dufour's gland secretions. — Biochem. Syst. Ecol. **18**: 453-460.

BARRACLOUGH T.G. & S. NEE (2001): Phylogenetics and speciation. — Trends Ecol. Evol. **16**: 391-399.

BARTH F.G. (1991): Insects and flowers. The biology of a partnership. — Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., 408 pp.

BARTHELL J.F., HRANITZ J.M., THORP R.W. & M.K. SHUE (2002): High temperature responses in two exotic leafcutting bee species: *Megachile apicalis* and *M. rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). — Pan-Pacific Entomologist **78**: 235-246.

BARTHELL J.F. & R.W. THORPE (1995): Nest usurpation among females of an introduced leaf-cutter bee, *Megachile apicalis*. — Southwest. Entomol. **20**: 117-124.

BASCOMPTE J, JORDANO P. & J.M. OLESEN (2006): Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. — Science **312**: 431-433.

BATRA S.W.T. (1966): The life cycle and behavior of the primitively social bee *Lasioglossum zephyrum* (Halictidae). — Univ. Kansas Sci. Bull. **46**: 359-423.

BENNET T.L., SILBERBAUER L.X. & R.M. CREWE (2006): Nest and nestmate recognition cues in a primitively social bee, *Allodape rufogastra* LEPELETIER & SERVILLE (Hymenoptera: Apidae). — Afrikan Ent. **14**: 175-183.

BERGSTRÖM G., TENGÖ J., REITH W. & W. FRANKE (1982): Multicomponent mandibular gland secretions in 3 species of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). — Z. Naturforsch. **37 C**: 1124-1129.

BEUKEBOOM L.W., KAMPING A., LOUTER M., PIJNACKER L.P., KATJU V., FERREE P.M. & J.H. WERREN (2007): Haploid females in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. — Science **315**: 206.

BEVERIDGE M. & L.W. SIMMONS (2006): Panmixia: An example from Dawson´s burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Hymenoptera: Anthophorini). — Molec. Ecol. **15**: 951-957.

BEVERIDGE M., SIMMONS L.W. & J. ALCOCK (2006): Genetic breeding system and investment patterns within nests of Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Hymenoptera: Anthophorini). — Mol. Ecol. **15**: 3459-3467.

BEYE M., HASSELMANN M., FONDRK K.M., PAGE R.E. Jr. & S.W. OMHOLT (2003): The Gene *csd* is the primary signal for sexual development in the honeybee and encodes an SR-type protein. — Cell **114**: 419-429.

BEYE M., GATTERMEIER I., HASSELMANN M., GEMPE T., SCHIOETT M., BAINES J.F., SCHLIPALIUS D., MOUGEL F., EMORE Ch., RUEPPELL O., SIRVIÖ A., GUZMÁN-NOVOA E., HUNT G., SOLIGNAC M. & R.E. Jr. PAGE (2006): Exceptionally high levels of recombination across the honey bee genome. — Genome Res. **16**: 1339-1344.

BIESMEIJER J.C., ROBERTS S.P.M., REEMER M., OHLEMÜLLER R., EDWARDS M., PEETERS T., SCHAFFERS A.P., POTTS S.G., KLEUKERS R., THOMAS C.D., SETTELE J. & W.E. KUNIN (2006): Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. — Science **313**: 351-354.

BISCHOFF I. (2003): Population dynamics of the solitary digger bee *Andrena vaga* PANZER (Hymenoptera, Andrenidae) studied using mark-recapture and nest counts. — Popul. Ecol. **45**: 197-204.

BLANCHETOT A. & L. PACKER (1992): Genetic variability in the social bee *Lasioglossum marginatum* and a cryptic undescribed sibling species, as detected by DNA fingerprinting and allozyme electrophoresis. Insect. Molec. Biol. **1**: 89-97.

BLATT J. & F. ROCES (2001): Haemolymph sugar levels in foraging honeybees (*Apis mellifera carnica*): Dependence on metabolic rate and in vivo measurement of maximal rates of trehalose synthesis. — J. Exp. Biol. **204**: 2709-2716.

BLÜTHGEN P. (1961): Neues und Wissenswertes über mitteleuropäische Aculeaten und Goldwespen IV. — Nachr.bl. bayer. Ent. **10**: 29-31.

BOHART G.E., STEPHEN W.P. & R.K. EPPLEY (1960): The biology of *Heterostylum robustum* (Diptera: Bombyliidae), a parasite of the alkali bee. — Ann. Entomol. Soc. Amer. **53**: 425-435.

BORELL B.J. (2005): Long tongues and loose niches: Evolution of Euglossine bees and their nectar flowers. — Biotropica **34**: 664-669.

BOSCH J. & N. VICENS (2006): Relationship between body size, provisioning rate, longevity and reproductive success in females of the solitary bee *Osmia cornuta*. — Behav. Eol. Sociobiol. **60**: 26-33.

BOUGHMAN J.W. (2002): How sensory drive can promote speciation. — Trends Ecol. Evol. **17**: 571-577.

BRADY S.G., SIPES S., PEARSON A. & B.N. DANFORTH (2006): Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees. — Proc. R. Soc. **B 273**: 1643-1649.

BROMHAM L. & R. LEYS (2005): Sociality and the rate of molecular evolution. — Mol. Biol. Evol. **22**: 1393-1402.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

BROMHAM L. & D. PENNY (2003): The modern molecular clock. — Nature Rev. Genet. **4**: 216-224.

BRONSTEIN J.L., ALARCON R. & M. GEBER (2006): The evolution of plant-insect mutualisms. — New Phytologist **172**: 412-428.

BUCHMANN S.L. (1983): Buzz pollination in Angiosperms. — In: JONES C.E. & R.J. LITTLE (Eds), Handbook of experimental pollination biology. — Van Nostrand Reinhold, New York: 73-113.

BUCHMANN S.L. (1985): Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. — J. Kansas Entomol. Soc. **58**: 517-525.

BUCHMANN S.L. (1987): The ecology of oil flowers and their bees. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **18**: 343-369.

BULL J.J. (1983): Evolution of sex determining mechanisms. — Benjamin/Cummings Publ. Co., Menlo Park, Ca.: 1-316.

BUTTERMORE R.E., POMEROY N., HOBSON W., SEMMENS T. & R. HART (1998): Assessment of the genetic base of Tasmanian bumble bees (*Bombus terrestris*) for development as pollination agents. — J. Apicult. Res. **37**: 23-25.

CAMERON S.A. (1981): Chemical signals in bumblebee foraging. — Behav. Ecol. Sociobiol. **9**: 257-260.

CANE J.H. (1983): Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by cleptoparasitic *Nomada* bees. — Anim. Behav. **31**: 138-144.

CANE J.H. (1991): Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): Texture, moisture, cell depth and climate. — J. Kansas Ent. Soc. **64**: 406-413.

CANE J.H. & S. SIPES (2006): Characterizing floral specialization by bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. — In: WASER N.M. & J. OLLERTON (Eds), Plant-Pollinator Interactions. From Specialization to Generalization. Univ. Chicago Press, Chicago-London: 99-122.

CANT M.A. & J. FIELD (2005): Helping effort in a dominance hierarchy. — Behav. Ecol. **16**: 708-715.

CASEY T.M., ELLINGTON C.P. & J.M. GABRIEL (1992): Allometric scaling of muscle performance and metabolism: insects. — In: SUTTON J.R., COATES G. & C.S. HOUSTON (Eds), Hypoxia and mountain medicine. Pergamon Press Oxford: 152-162.

CHARNOV E.L. (1982): The theory of sex allocation. — Monogr. Population Biol. **18**, Princeton Univ. Press, Princeton: 1-355.

CHITTKA L. & N.E. RAINE (2006): Recognition of flowers by pollinators. — Curr. Opin. Plant Biol. **9**: 428-435.

CHITTKA L. & J.D. THOMSON (1997): Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. — Behav. Ecol. Sociobiol. **41**: 385-398.

CHITTKA L., GUMBERT A. & J. KUNZE (1997): Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. — Behav. Ecol. **8**: 239-249.

CHITTKA L., THOMSON J.D. & N.M. WASER (1999): Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. — Naturwiss. **86**: 361-377.

CHITTKA L., DYER A.G., BOCK F. & A. DORNHAUS (2003): Bees trade off foraging speed for accuracy. — Nature **424**: 388.

CLAUDIANOS C., RANSON H., JOHNSON R.M., BISWAS S., SCHULER M.A., BERENBAUM M.R., FEYEREISEN R. & J.G. OAKESHOTT (2006): A deficit of detoxification enzymes: pesticide sensitivity and environmental response in the honeybee. — Insect Mol. Biol. **15**: 615-636.

COOK J.M. & R.H. CROZIER (1995): Sex determination and population biology in Hymenoptera. — Trends Ecol. Evol. **10**: 281-186.

COWAN D.P. & J.K. STAHLHUT (2004): Functionally reproductive diploid and haploid males in an inbreeding hymenopteran with complementary sex determination. — Proc. Natl. Acad. Sci. **101**: 10374-10379.

COYNE J.A. & H.A. ORR (2004): Speciation. — Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.: 1-545.

CRABTREE B. & E.A. NEWSHOLME (1975): Comparative aspects of fuel utilization and metabolism by muscle. — In: USHERWOOD P.N.R. (Ed.), Insect Muscle. — Academic Press London: 405-491.

CROZIER R.H. (1975): Animal cytogenetics. Vol. 3 Insecta. 7 Hymenoptera. — Gebr. Borntraeger, Berlin: 1-95.

CROZIER R.H. & P. PAMILO (1996): Evolution of Social Insect Colonies. — Oxford Univ. Press, Oxford-New York-Tokyo: 1-306.

DALY H.V. (1973): Bees of the genus *Ceratina* in America north of Mexico. — Univ. Calif. Publ. Entom. **74**: 1-113.

DALY H.V. (1983): Taxonomy and ecology of Ceratinini of North Africa and the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Apoidea). — Syst. Ent. **8**: 29-62.

DANFORTH B.N. (1991a): Female foraging and intranest behaviour of a communal bee, *Perdita portalis* TIMBERLAKE (Hymenoptera: Andrenidae). — Ann. Ent. Soc. Amer. **84**: 537-548.

DANFORTH B.N. (1991b): The morphology and behavior of dimorphic males in *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). — Behav. Ecol. Sociobiol. **29**: 235-247.

DANFORTH B.N. (1999): Emergence dynamics and bet hedging in a desert bee, *Perdita portalis*. — Proc. R. Soc. Lond. **266 B**: 1985-1994.

DANFORTH B.N. (2002): Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. — Proc. Natl. Acad. Sci. **99**: 286-290.

DANFORTH B.N. & C.A. DESJARDINS (1999): Male dimorphism in *Perdita portalis* (Hymenoptera, Andrenidae) has arisen from pre-existing allometric patterns. — Insect. Soc. **46**: 18-28.

DANFORTH B.N. & P.K. VISSCHER (1993): Dynamics of a host-cleptoparasite relationship: *Holcopasites ruthae* as a parasite of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Anthophoridae, Andrenidae). — Ann. Entomol. Soc. Amer. **86**: 833-840.

DANFORTH B.N., FANG J. & S. SIPES (2006): Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. — Mol. Phylogen. Evol. **39**: 358-372.

DANFORTH B.N., JI S. & L.J. BALLARD (2003): Gene flow and population structure in an oligolectic desert bee, *Macrotera* (*Macroteropsis*) *portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). — J. Kansas Ent. Soc. **76**: 221-235.

DANFORTH B.N., SIPES S., FANG J. & S.G. BRADY (2006): The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. — Proc. Natl. Acad. Sci. **103**: 15118-15123.

DAPHNA G., TAMAR K., AVI Sh. & M. UZI (2005): Possible foraging benefits of bimodal daily activity in *Proxylocopa olivieri* (LEPELETIER) (Hymenoptera: Anthophoridae). — Environ. Entomol. **34**: 417-424.

DARVAUX Ch.-A., HOCHACHKA P.W., ROUBIK D.W. & R.K. SUAREZ (2005): Allometric scaling of flight energetics in orchid bees: evolution of flux capacities and flux rates. — J. Exp. Biol. **208**: 3593-3602.

DATHE H.H. (2003): 31. Ordnung Hymenoptera, Hautflügler. — In: DATHE H. (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie 2.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Aufl. Bd. I, Teil 5 Insecta. Spektrum Verl. Heidelberg-Berlin: 585-651.

DELARZE R., GONSETH Y. & P. GALLAND (1999): Lebensräume der Schweiz. Ökologie, Gefährdung, Kennarten. Ott Verl. Thun: 1-415.

DIECKMANN U., DOEBELI M., METZ J.A.J. & D. TAUTZ [Eds] (2004): Adaptive speciation. — Cambridge Ser. Adaptive Dynamics No. **3**, Cambridge University Press: 1-476.

DOOLITTLE R.F., FENG D.F., TSANG S. CHO G. & E. LITTLE (1996): Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. — Science **271**: 470-477.

EBMER P. A.W. (1969): Die Bienen des Genus *Halictus* LATR. S. l. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). Systematik, Biogeographie, Ökologie und Biologie mit Berücksichtigung aller bisher aus Mitteleuropa bekannten Arten. Teil I. — Naturk. Jb. Stadt Linz **1969**: 133-183.

EBMER P. A.W. (1974): Die Bienen des Genus *Halictus* LATR. S. l. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apoidea). Nachtrag und zweiter Anhang. — Naturk. Jb. Stadt Linz **1973**: 123-158 (+ Tafeln).

EBMER P. A.W. (1988): Kritische Liste der nicht-parasitischen Halictidae Österreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). — Linzer biol. Beitr. **20** (2): 527-711.

EBMER P. A.W. & K.H. SCHWAMMBERGER (1986): Die Bienengattung *Rophites* SPINOLA 1808 (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae: Dufoureinae). Illustrierte Bestimmungstabellen. — Senckenbergiana biol. 66: 271-304.

EICKWORT G.C. & H.S. GINSBERG (1980): Foraging and mating behavior in Apoidea. — Annu. Rev. Entomol. **25**: 421-446.

EICKWORT G.C., EICKWORT J.M., GORDON J. & M.A. EICKWORT (1996): Solitary behavior in a high-altitude population of the social sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). — Behav. Ecol. Sociobiol. **38**: 227-289.

ELTZ Th. (2006): Tracing pollinator footprints on natural flowers. — J. Chem. Ecol. **32**: 907-915.

ENGELS W. & V.L. IMPERATRIZ-FONSECA (1990): Caste development, reproductive strategies, and control of fertility in Honey bees and Stingless bees. — In: ENGELS W. (Ed.), Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction. Springer-Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 167-230.

EVANS J.D. & D.E. WHEELER (1999): Differential gene expression between developing queens and workers in the honey bee, *Apis mellifera*. — Proc. Natl. Acad. Sci. **96**: 5575-5580.

FEYEREISEN R. (1999): Insect P450 enzymes. — Annu. Rev. Entomol. **44**: 507-533.

FIELD J. (1992): Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. — Biol. Rev. **67**: 79-126.

FIELD J. (1996): Patterns of provisioning and iteroparity in a solitary halictine bee, *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *fratellum* (PÉREZ), with notes on *L.* (*E.*) *calceatum* (SCOP.) and *L.* (*E.*) *villosulum* (K.). — Insect. Soc. **43**: 167-182.

FITTKAU E.J. & H. KLINGE (1973): On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. — Biotropica **5**: 2-14.

FRANZ H. (1982): Die Hymenopteren des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. — Österr. Akad. Wiss., Springer-Verl., Wien-New York: 1-370.

FULLER S., SCHWARZ M. & S. TIERNEY (2005): Phylogenetics of the allodapine bee genus *Braunsapis*: historical biogeography and long-range dispersal over water. — J. Biogeogr. **32**: 2135-2144.

FUTUYMA D.J. (1990): Evolutionsbiologie. — Birkhäuser Verl. Basel-Boston-Berlin: 1-679.

GADAU J., GERLOFF Ch.U., KRÜGER N., CHAN H., SCHMID-HEMPEL P., WILLE A., R.E. Jr. PAGE (2001): A linkage analysis of sex determination in *Bombus terrestris* (L.). — Heredity **87**: 234-242.

GALIZIA C.G. & R. MENZEL (2001): The role of glomeruli in the neural representation of odours: Results from optical recording studies. — J. Insect Physiol. **47**: 115-130.

GARDNER K.E., FOSTER R.L. & S. O'DONNELL (2007): Experimental analysis of worker division of labor in Bumblebee nest thermoregulation (*Bombus huntii*, Hymenoptera: Apidae). — Behav. Ecol. Sociobiol. **61**: 783-792.

GASTON K.J. (1993): Spatial Patterns in the Description and Richness of the Hymenoptera. — In: LASALLE J. & I.D. GAULD (Eds), Hymenoptera and Biodiversity. CAB Int., Oxon-New York: 277-293.

GATHMANN A. & T. TSCHARNTKE (2002): Foraging ranges of solitary bees. — J. Anim. Ecol. **71**: 757-764.

GEBHARDT M. & G. RÖHR (1987): Zur Bionomie der Sandbienen *Andrena clarkella* (KIRBY), *A. cineraria* (L.), *A. fuscipes* (KIRBY) und ihrer Kuckucksbienen (Hymenoptera: Apoidea). — Drosera **87**: 89-114.

GERBER H.S. & E.C. KLOSTERMEYER (1970): Sex control by bees: a voluntary act of fertilization during oviposition. — Science **162**: 82-84.

GERLOFF Ch. & P. SCHMID-HEMPEL (2005): Inbreeding depression and family variation in a social insect, *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). — Oikos **111**: 67-80.

GILBERT F., AZMEH S., BARNARD Ch., BEHNKE J., COLLINS S.A., HURST J., SHUKER D. & THE BEHAVIOURAL ECOLOGY FIELD COURSE (2001): Individually recognizable scent marks on flowers made by a solitary bee. — Anim. Behav. **61**: 217-229.

GIURFA M. & J. NÚÑEZ (1992): Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. — Oecologia **89**: 113-117.

GIURFA M., NÚÑEZ J., CHITTKA L. & R. MENZEL (1995): Colour preferences of flower-naïve honeybees. — J. Comp. Physiol. **A 177**: 247-259.

GONZALEZ V.H., BROWN B.V. & M. OSPINA (2002): A new species of *Megaselia* (Diptera: Phoridae) associated with brood provisions of nests of *Neocorynura* (Hymenoptera: Halictidae). — J. Kansas Ent. Soc. **75**: 73-79.

GOODELL K. (2003): Food availability affects *Osmia pumila* (Hymenoptera: Megachilidae) foraging, reproduction, and brood parasitism. — Oecologia **134**: 518-527.

GOULSON D., HAWSON S.A. & J.C. STOUT (1998): Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. — Anim. Behav. **55**: 199-206.

GRAUR D. (1985): Gene diversity in Hymenoptera. — Evolution **39**: 190-199.

GRAUR D. & W. MARTIN (2004): Reading the entrails of chickens: molecular timescales of evolution and the illusion of precision. — Trends Genet. **20**: 80-86.

GRIMALDI D. (1999): The co-radiation of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. — Ann. Mo. Bot. Gard. **86**: 373-406.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

GROSS M.R. (1996): Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. — Trends Ecol. Evol. **11**: 92-98.

GUSENLEITNER F. (1984): Faunistische und morphologische Angaben zu bemerkenswerten *Andrena*-Arten aus Österreich (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). — Linzer biol. Beitr. **16** (2): 211-276.

GUSENLEITNER F. & M. SCHWARZ (2002): Weltweite Checkliste der Bienengattung *Andrena* mit Bemerkungen und Ergänzungen zu paläarktischen Arten. — Entomofauna Suppl. **12**: 1-1280.

HAESELER V. (1988): Kolonisationserfolg von Ameisen, Wespen und Bienen auf jungen Düneninseln der südlichen Nordsee (Hymenoptera: Aculeata). — Drosera **88**: 207-236.

HAMILTON W.D. (1964): The genetical evolution of social behaviour I/II. — J. Theor. Biol. **7**: 1-52.

HAMILTON W.D. (1967): Extraordinary sex ratios. — Science **156**: 477-488.

HAMMOND P. (1992): Species inventory. — In: GROOMBRIDGE B. (Ed.), Global biodiversity,. Chapman & Hall, London: 17-39.

HANSKI I. (1999): Metapopulation Ecology. — Oxford Univ. Press, Oxford-New York: 1-313.

HANSKI I.A. & M.E. GILPIN (1997): Metapopulation biology. Ecology, Genetics, and Evolution. — Academic Press San Diego-London-Boston-New York-Sydney-Tokyo-Toronto: 1-512.

HARTL D.L. (1972): A fundamental theorem of natural selection for sex linkage or arrhenotoky. — Amer. Nat. **106**: 516-524.

HASSELMANN M. & M. BEYE (2004): Signatures of selection among sex-determining alleles of the honey bee. — Proc. Natl. Acad. Sci. **101**: 4888-4893.

HEDGES S.B., DUDLEY J. & S. KUMAR (2006): TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. — Bioinformatics **22**: 2971-2972.

HEDGES S.B. & S. KUMAR (2004): Precision of molecular time estimates. — Trends Genet. **20**: 242-247.

HEDRICK P.W. (2000): Genetics of populations. 2. ed. — Jones & Bartlett Publ., Sudbury Mass.: 1-553.

HEINRICH B. (1993): The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation. — Springer Verl. Berlin-Heidelberg-London-Paris-Hongkong-Barcelona-Budapest: 1-601.

HENTER H.J. (2003): Inbreeding depression and haplodiploidy: experimental measures in a parasitoid and comparisons across diploid and haplodiploid insect taxa. — Evolution **57**: 1793-1803.

HERRMANN M. (2001): *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *pleurospeculum* spec.nov. – eine neue Furchenbienenart aus Mitteleuropa (Hymenoptera, Apidae). — Linzer biol. Beitr. **33** (2): 709-721.

HESS D. (1983): Die Blüte. Eine Einführung in Struktur und Funktion, Ökologie und Evolution der Blüten. Mit Anleitung zu einfachen Versuchen. — Verl. E. Ulmer, Stuttgart: 1-458.

HILL W.G. & A. ROBERTSON (1966): The effect of linkage on limits to artificial selection. — Genet. Res. **8**: 269-294.

HOCHACHKA P.W. & G.N. SOMERO (1973): Strategies of biochemical adaptation. — W.B. Saunders Comp., Philadelphia: 1-358.

HOCHACHKA P.W. & G.N. SOMERO (2002): Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution. — Oxford Univ. Press, New York: 1-466.

HOFFMANN K.H. (1995): Stoffwechsel. — In: GEWECKE M. (Hrsg.), Physiologie der Insekten. Gustav Fischer Verl. Stuttgart-Jena-New York: 1-60.

HÖLLDOBLER B. & E.O. WILSON (1990): The Ants. — Springer Verl. Berlin-Heidelberg-London-Paris-Tokyo-Hong Kong, 732 pp.

HOWARD R.W. & G.J. BLOMQUIST (2005): Ecological, behavioural, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. — Annu. Rev. Ent. **50**: 371-393.

INOUE T., ROUBIK D.W. & T. SUKA (1999): Nestmate recognition in the stingless bee *Melipona panamica* (Apidae, Meliponini). — Insect. Soc. **46**: 208-218.

INOUYE B.D. (2000): Use of visual and olfactory cues for individual nest hole recognition by the solitary bee Epicharis metatarsalis (Apidae, Anthophorinae). — J. Insect Behav. **13**: 231-238.

JACQUIN-JOLY E. & Ch. MERLIN (2004): Insect olfactory receptors: Contributions of molecular biology to chemical ecology. — J. Chem. Ecol. **30**: 2359-2397.

JANDER R. (1976): Grooming and pollen manipulation in bees (Apoidea): The nature and evolution of movements involving the foreleg. — Physiol. Ent. **1**: 179-194.

JONES J.C. & B.P. OLDROYD (2006): Nest thermoregulation in social insects. — Adv. Insect Physiol. **33**: 153-191.

JONES J.C., HELLIWELL P., BEEKMAN M., MALESZKA R. & B.P. OLDROYD (2005): The effects of rearing temperature on developmental stability and learning and memory in the honey bee, *Apis mellifera*. — J. Comp. Physiol. **191 A**: 1121-1129.

JONES K.N. (2001): Pollinator-mediated assortative mating: causes and consequences. — In: CHITTKA L. & J.D. THOMSON (Eds), Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution. — Cambridge Univ. Press, Cambridge-New York: 259-273.

KEARNS C.A., INOUYE D.W. & N.M. WASER (1998): Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **29**: 83-112.

KIM J.-Y. (1997): Female size and fitness in the leaf-cutter bee *Megachile apicalis*. — Ecol. Entomol. **22**: 275-282.

KIM J.-Y. & R.W. THORP (2001): Maternal investment and size-number trade-off in a bee, *Megachile apicalis*, in seasonal environments. — Oecologia **126**: 451-456.

KIMURA M. (1983): The neutral theory of molecular evolution. — Cambridge Univ. Press, Cambridge: 1-367.

KISHINO, THORNE J.L. & W.J. BRUNO (2001): Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. — Mol. Biol. Evol. **18**: 352-361.

KLEMM M. (1996): Man-made bee habitats in the anthropogenous landscape of central Europe – substitutes for threatened or destroyed riverine habitats? — In: MATHESON A., BUCHMANN St.L., O´TOOLE Ch., WESTRICH P. & I.H. WILLIAMS (Eds), The conservation of bees. Academic Press London-San Diego-New York-Boston-Sydney-Tokyo-Toronto: 17-34.

KROMBEIN K.V. (1967): Trap-Nesting Wasps and Bees. — Smithsonian Inst., Washington, D.C.: 1-570.

KUHLMANN M. (2006): Scopa reduction and pollen collecting of bees of the *Colletes fasciatus*-group in the winter rainfall area of South Africa (Hymenoptera: Colletidae). — J. Kansas Entomol. Soc. **79**: 165-175.

KÜHNELT W. (1943): Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. — Biol. Gen. **17**: 106-146.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

KUKUK P.F. & M. SCHWARZ (1988): Macrocephalic male bees as functional reproductives and probable guards. — Pan-Pacific Entomologist **64**: 131-137.

LAMPERT K. (1907): Die Großschmetterlinge und Raupen Mitteleuropas mit besonderer Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse: Ein Bestimmungswerk für Sammler, Schulen, Museen und alle Naturfreunde. — Schreiber Esslingen-München: 1-308.

LANDE R. (1981): Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. — Proc. Natl. Acad. Sci. **78**: 3721-3725.

LANDE R. & G.F. BARRACLOUGH (1987): Effective population size, genetic variation, and their use in population management. — In: SOULÉ M.E. (Ed.), Viable populations for conservation. Cambridge Univ. Press: 87-123.

LASALLE J. & I.D. GAULD (1993): Hymenoptera, Their Diversity and Their Impact on the Diversity of Other Organisms. — In: LASALLE J. & I.D. GAULD (Eds), „Hymenoptera and Biodiversity", CAB International Wallingford-New York: 1-26.

LATTORFF H.M.G., MORITZ R.F. A. & S. FUCHS (2005): A single locus determines thelytokous parthenogenesis of laying honeybee workers (*Apis mellifera capensis*). — Heredity **94**: 533-537.

LAUBER K. & G. WAGNER (1996): Flora Helvetica. — P. Haupt Verl. Bern-Stuttgart-Wien: 1-1613.

LESTER L.J. & R.K. SELANDER (1979): Population genetics of haplodiploid insects. — Genetics **92**: 1329-1345.

LI X., SCHULER M.A. & M.R. BERENBAUM (2007): Molecular mechanisms of metabolic resistance to synthetic and natural xenobiotics. — Annu. Rev. Entomol. **52**: 231-153.

LIN N. & C.D. MICHENER (1972): Evolution of sociality in insects. — Quart. Rev. Biol. **47**: 131-159.

LINKSVAYER T.A. & M.J. WADE (2005): The evolutionary origin and elaboration of sociality in the Aculeate Hymenoptera: maternal effects, sib-social effects, and heterochrony. — Quart. Rev. Biol. **80**: 317-336.

LINSLEY E.G. (1958): The ecology of solitary bees. — Hilgardia **27**: 543-599.

LINSLEY E.G. & J.W. MACSWAIN (1958): The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia*.(Hymenoptera: Anthophoridae). — Evolution **12**: 219-223.

LOLI D. & J.E.P.W. BICUDO (2005): Control and regulatory mechanisms associated with thermogenesis in flying insects and birds. — Biosci. Rep. **25**: 169-180.

LYNCH M. (2006): The origins of eukaryotic gene structure. — Mol. Bio. Evol. **23**: 450-468.

LYNCH M., CONERY J. & R. BÜRGER (1995): Mutational meltdowns in sexual populations. — Evolution **49**: 1067-1080.

LYNCH M., O'HELY M., WALSH B. & A. FORCE (2001): The probability of preservation of a newly arisen gene duplicate. — Genetics **159**: 1789-1804.

MABLE B.K. & S.P. OTTO (1998): The evolution of life cycles with haploid and diploid phases. — BioEssays **20**: 453-462.

MALYSHEV S.I. (1935): The nesting habits of solitary bees. — EOS **11**: 201-309.

MAYNARD-SMITH J. & J. HAIGH (1974): The hitchhiking effect of a favourable gene. — Genet. Res. **23**: 25-35.

MAZZUCCO K. (1997): Tierwelt der Sanddünen. — In: WIESBAUER H. & K. MAZZUCCO, Dünen in Niederösterreich. Amt der NÖ. Landesregierung, Naturschutzabteilung, St. Pölten: 43-70.

MAZZUCCO K. (2001): Untersuchungen zur Stechimmenfauna des Truppenübungsplatzes Großmittel im Steinfeld, Niederösterreich (Hymenoptera: Apoidea, Sphecidae, Pompilidae, Vespoidea, Scoliidae, Chrysididae, Tiphiidae, Mutillidae). — Stapfia **77**: 189-204.

MAZZUCCO K. (2006): Bienen und Wespen. — In: OBERLEITNER I., WOLFRAM G. & A. ACHATZ-BLAB (Red.), Salzlebensräume in Österreich, Umweltbundesamt Wien: 146-152.

MAZZUCCO K. & J. ORTEL (2001): Die Wildbienen (Hymenoptera: Apoidea) des Eichkogels bei Mödling. — Beitr. Entomofaun. **2**: 87-115.

MCDONALD J.H. & M. KREITMAN (1991): Adaptive evolution at the adh locus in *Drosophila*. — Nature **351**: 652-654.

MENZEL R. (2001): Behavioral and neural mechanisms of learning and memory as determinants of flower constancy. — In: CHITTKA L. & J.D. THOMSON (Eds), Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution. Cambridge Univ. Press, Cambridge-New York: 21-40.

MICHENER C.D. (1974): The social behaviour of bees. — Harvard Univ. Press, Cambridge: 1-404.

MICHENER C.D. (1985): From solitary to eusocial: Need there be a series of intervening species? — In: HÖLLDOBLER B. & M. LINDAUER (Eds), Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology. Fischer Verl. Stuttgart: 293-305.

MICHENER C.D. (1990a): Castes in Xylocopine bees. — In: ENGELS W. (Ed.), Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction. Springer Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 123-146.

MICHENER C.D. (1990b): Reproduction and castes in social Halictine bees. — In: ENGELS W. (Ed.), Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction. Springer Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 77-121.

MICHENER C.D. & D.A. GRIMALDI (1988): The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. — Proc. Natl. Acad. Sci. **85**: 6424-6426.

MICHENER C.D. & B.H. SMITH (1987): Kin recognition in primitively eusocial insects. — In: FLETCHER D.J.C. & C.D. MICHENER (Eds), Kin recognition in animals. Wiley, Chichester-New York: 209-242.

MICHENER C.D., LANGE R.B., BIGARELLA J.J. & R. SALAMUNI (1958): Factors influencing the distribution of bee's nests in earth banks. — Ecology **39**: 207-217.

MICHEZ D., TERZO M. & P. RASMONT (2004): Phylogénie, biogéographie et choix floraux des abeilles oligolectiques du genre *Dasypoda* LATREILLE 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). — Ann. Soc. Entomol. Fr. **40**: 421-435.

MINCKLEY R.L., CANE J.H. & L. KERVIN (2000): Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. — Proc. R. Soc. London B **276**: 265-271.

MINCKLEY R.L., WCISLO W.T., YANEGA D. & ST.L. BUCHMANN (1994) Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability. — Ecology **75**: 1406-1419.

MITESSER O., WEISSEL N., STROHM E. & H.-J. POETHKE (2006): The evolution of activity breaks in the nest cycle of annual eusocial bees: a model of delayed exponential growth. — BMC Evol. Biol. **6**: 45.

MÜLLER A. (1995): Morphological specializations in central European bees for the uptake of pollen from flowers with anthers hidden in narrow corolla tubes (Hymenoptera: Apoidea). — Entomologia Generalis **20**: 43-57.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

MÜLLER A. (1996a): Host-plant specialization in western Palearctic anthidiine bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). — Ecol. Monogr. **66**: 235-257.

MÜLLER A. (1996b): Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). — Biol. J. Linnean Soc. **57**: 235-252.

MÜLLER A. (2002): *Osmia* (*Melanosmia*) *steinmanni* sp.n., a new bee species from the Swiss Alps (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). — Rev. Suisse Zool. **109**: 803-812.

MÜLLER A. & N. BANSAC (2004): A specialized pollen-harvesting device in western Palearctic bees of the genus *Megachile* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). — Apidologie **35**: 329-227.

MÜLLER A. & M. KUHLMANN (2003): Narrow flower specialization in two European bee species of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae). — Eur. J. Ent. **100**: 631-635.

MÜLLER A., KREBS A. & F. AMIET (1997): Bienen. Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. — NaturBuch Verl. München: 1-384.

MÜLLER A., DIENER St., SCHNYDER S., STUTZ K., SEDIVY C. & S. DORN (2006): Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. — Biol. Conserv. **130**: 604-615.

MÜNSTER-SWENDSEN M. & I. CALABUIG (2000): Interaction between the solitary bee *Chelostoma florisomne* and its nest parasite *Sapyga clavicornis* – empty cells reduce the impact of parasites. — Ecol. Entomol. **25**: 63-70.

NEUMANN K. & K. SEIDELMANN (2006): Microsatellites for the inference of population structures in the Red Mason bee *Osmia rufa* (Hymenoptera, Megachilidae). — Apidologie **37**: 75-83.

NEWSHOLME E.A., CRABTREE B., HIGGINS S.J., THORNTON S.D. & C. START (1972): The activities of fructose diphosphatase in flight muscles from the bumblebee and the role of this enzyme in heat generation. — Biochem. J. **128**: 89-97.

NICHOLS R. (2001): Gene trees and species trees are not the same. — Trends Ecol. Evol. **16**: 358-364.

NIJHOUT H.F. (2003): Development and evolution of adaptive polyphenisms. — Evol. Devel. **5**:1: 9-18.

NOLL F.B., ZUCCHI R., JORGE J.A. & S. MATEUS (1997): Food collection and maturation in the necrophagous stingless bee, *Trigona hypogea*. — J. Kansas Ent. Soc. **69**: 287-293.

OHASHI K., THOMSON J.D. & D. D'SOUZA (2007): Trapline foraging by bumble bees: IV. Optimization of route geometry in the absence of competition. — Behav. Ecol. **18**: 1-11.

ONIONS G.W. (1912): South African „fertile-worker" bees. — South African Agric. J. **1**: 720-728.

OHNO S. (1970): Evolution by gene duplication. — Springer Verl., New York.

OHTA T. (1987): Very slightly deleterious mutations and the molecular clock. — J. Mol. Evol. **26**: 1-6.

PACHINGER B. (2003): *Andrena cordialis* MORAWITZ 1877 – eine neue Sandbiene für Österreich und weitere bemerkenswerte Vorkommen ausgewählter Wildbienen-Arten (Hymenoptera: Apidae) in Wien, Niederösterreich und Kärnten. — Linzer biol. Beitr. **35** (2): 927-934.

PACKER L. (1986): The biology of a subtropical population of *Halictus ligatus*. IV: A cockoo-like caste. — J. New York Ent. Soc. **94**: 458-466.

PACKER L. (1988): The effect of *Bombylius pulchellus* (Diptera; Bombyliidae) and other mortality factors upon the biology of *Halictus ligatus* (Hymenoptera; Halictidae) in southern Ontario. — Canad. J. Zool. **66**: 611-616.

PACKER L. & R. OWEN (2001): Population genetic aspects of pollinator decline. — Conserv. Ecol. **5** (1): 4.

PACKER L., OWEN R.E. & C. PLATEAUX-QUÉNU (1992): *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *mediterraneum* as a species distinct from *L.* (*E.*) *laticeps*, with notes on its phylogenetic position. — Can. Entomologist **124**: 371-380.

PACKER L. & J. TAYLOR (1997): How many hidden species are there? An application of the phylogenetic species concept to genetic data for some comparatively well known bee species. — Can. Entomologist **129**: 587-594.

PACKER L., DZINAS A., STRICKLER K. & V. SCOTT (1995): Genetic differentiation between two host „races" and two species of cleptoparasitic bees and between their two hosts. — Biochem. Genet. **33**: 97-109.

PACKER L., PORSA A., PLATEAUX-QUÉNU C. & L. PLATEAUX (1999): A cryptic species allied to *Evylaeus villosulus* (KIRBY) (Hymenoptera: Halictidae). — Annls. Soc. Ent. France **35**: 165-171.

PACKER L., ZAYED A., GRIXTI J. C., RUZ L., OWEN R. E., VIVALLO F. & H. TORO (2005): Conservation genetics of potentially endangered mutualisms: reduced levels of genetic variation in specialist versus generalist bees. — Conserv. Biol. **19**: 195-202.

PAGE R.E. Jr., GADAU J. & M. BEYE (2002): The emergence of Hymenopteran genetics. — Genetics **160**: 375-379.

PAGEL M., VENDITTI Ch. & A. MEADE (2006): Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. — Science **314**: 119-121.

PANHUIS T.M., BUTLIN R., ZUK M. & T. TREGENZA (2001): Sexual selection and speciation. — Trends Ecol. Evol. **16**: 364-371.

PANNEBAKKER B.A., SCHIDLO N.S., BOSKAMP G.J.F., DEKKER L., VAN DOOREN T.J.M., BEUKEBOOM L.W., ZWAAN B.J., BRAKEFIELD M. & J.J.M. VAN ALPHEN (2005): Sexual functionality of *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera: Figitidae) afer reversing *Wolbachia*-induced parthenogenesis. — J. Evol. Biol. **18**: 1019-1028.

PANNELL J.R. & B. CHARLESWORTH (2000): Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. — Phil. Trans. R. Soc. London **B 355**: 1851-1864.

PARADIS E. (2006): Analysis of Phylogenetics and Evolution with R. Springer-Verl. New York: 1-211.

PAULUS H.F. & C. GACK (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). — Israel J. Bot. **39**: 43-79.

PAXTON R.J., AYASSE M., FIELD J. & A. SORO (2002): Complex sociogenetic organization and reproductive skew in a primitively eusocial sweat bee, *Lasioglossum malachurum*, as revealed by microsatellites. — Mol. Ecol. **11**: 2405-2416.

PAXTON R.J., THORÉN P.A., GYLLENSTRAND N. & J. TENGÖ (2000): Microsatellite DNA analysis reveals low production of diploid males in a communal bee with inbreeding. — Biol. J. Linn. Soc. **69**: 483-502.

PEAT J. & D. GOULSON (2005): Effecs of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

bumblebee, *Bombus terrestris*. — Behav. Ecol. Sociobiol. **58**: 152-156.

PEREBOOM J.J.M., JORDAN W.C., SUMNER S., HAMMOND R.L. & A.F.G. BOURKE (2005): Differential gene expression in queen-worker caste determination in bumble-bees. — Proc. R. Soc. **B 272**: 1145-1152.

PETERSON J.H. & B.D. ROITBERG (2006): Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, *Megachile rotundata*. — Behav. Ecol. Sociobiol. **59**: 589-596.

PITTIONI B. (unveröff.): Die Bienen des Wiener Beckens und des Neusiedlersee-Gebietes. — Mskr. (einzusehen im Naturhistorischen Museum Wien, Austria).

PITTIONI B. & E. STOECKHERT (1950): Über einige neue und verkannte *Andrena*-Arten (Hymenoptera, Andrenidae). Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Apiden III. — Annln. naturh. Mus. Wien **57** (1949/50): 284-295.

PLATEAUX-QUÉNU C. (1959): Une nouveaux type de société d'insectes: *Halictus marginatus* BRULLÉ (Hym., Apoidea). — Ann. Biol. **35**: 325-444.

PLATEAUX-QUÈNU C. (1992): Comparative biological data in two closely related eusocial species: *Evylaeus calceatus*, SCOP., and *Evylaeus albipes*, F., (Hym. Halictinae). — Insect. Soc. **39**: 351-364.

POINAR G.O. Jr. & B.N. DANFORTH (2006): A fossil bee from early Cretaceous Burmese amber. — Science **314**: 614.

POLIDORI C., SCANNI B., SCAMONI E., GIOVANETTI M., ANDRIETTI F. & R.J. PAXTON (2005): Satellite flies (*Leucophora personata*, Diptera: Anthomyiidae) and other dipteran parasites of the communal bee *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae) on the island of Elba, Italy. — J. Nat. Hist. **39**: 2745-2758.

POTT R. (1996): Biotoptypen. Schützenswerte Lebensräume Deutschlands und angrenzender Regionen. — Verl. Eugen Ulmer, Stuttgart: 1-448.

POTTS S.G. & P. WILLMER (1997): Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. — Ecol. Ent. **22**: 319-328.

POURSIN J.M. (1982): Niches écologiques de quelques Halictinae. II. Régimes alimentaires. — Apidologie **13**: 227-240.

PŘIDAL A. (1999): Bee-species *Colletes inexpectatus* NOSKIEWICZ, 1936 – species revocata (Hymenoptera, Colletidae). — Acta Univ. Agricult. Silvicult. Mendelianae Brunensis **47**: 55-60.

RAINE N.R., INGS T.C., DORNHAUS A., SALEH N. & L. CHITTKA (2006): Adaptation, genetic drift, pleiotropy, and history in the evolution of bee foraging behavior. — Adv. Study Behav. **36**: 305-354.

RAMBAUT A. (2000): Estimating the rate of molecular evolution: incorporating non-contemporaneous sequences into maximum likelihood phylogenies. — Bioinformatics **16**: 395-399.

RAMBAUT A. & L. BROMHAM (1998): Estimating divergence dates from molecular sequences. — Mol Biol. Evol. **15**: 442-448.

REBMANN O. (1968): 3. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Megachile* LATR. (Hym., Apidae): Subgenus *Eutricharea* und seine bisher bekanntgewordenen Arten. — Deutsche Ent. Z. NF. **15**: 21-48.

RICHARDS O.W. (1953): The Social Insects. — Harper & Brothers, New York: 1-219.

RICHARDS M.H., von WETTBERG E.J. & A.C. RUTGERS (2003): A novel social polymorphism in a primitively eusocial bee. — Proc. Natl. Acad. Sci. **100**: 7175-7180.

RISCH S. (1997): Die Arten der Gattung *Eucera* SCOPOLI 1779 (Hymenoptera, Apidae). Die Untergattung *Pteneucera* (TKALCŮ 1984). — Linzer biol. Beitr. **29** (1): 555-580.

ROBERTS St.P. & J.F. HARRISON (1998): Mechanisms of thermoregulation in flying bees. — Amer. Zool. **38**: 492-502.

ROBERTS St.P. & J.F. HARRISON (1999): Mechanisms of thermal stability during flight in the Honeybee *Apis mellifera*. — J. Exp. Biol. **202**: 1523-1533.

ROBERTS St.P., HARRISON J.F. & R. DUDLEY (2004): Allometry of kinematics and energetics in carpenter bees (*Xylocopa varipunctata*) hovering in variable-density gases. — J. Exp. Biol. **207**: 993-1004.

ROBERTS St.P., HARRISON J.F. & N.F. HADLEY (1998): Mechanisms of thermal balance in flying *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). — J. Exp. Biol. **201**: 2321-2331.

ROBERTSON C. (1925): Heterotropic bees. — Ecology **6**: 412-436.

ROBERTSON H.M. & K.W. WANNER (2006): The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: Expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. — Genome Res. **16**: 1395-1403.

ROSENHEIM J.A. (1990): Density-dependant parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. — Ann. Ent. Soc. Am. **83**: 277-286.

RÖSELER P-F. & C.G.J. VAN HONK (1990): Castes and reproduction in bumblebees. — In: ENGELS W. (Ed.), Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction. Springer Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 147-166.

ROSS K.G., VARGO E.L., KELLER L. & J.C. TRAGER (1993): Effect of a founder event on variation in the genetic sex-determining system of the fire ant *Solenopsis invicta*. — Genetics **135**: 843-854.

ROULSTON T.H. & J.H. CANE (2002): The effect of pollen protein concentration on body size in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Apiformes). — Evol. Ecol. **16**: 49-65.

ROULSTON T.H., CANE J.H. & S.L. BUCHMANN (2000): What governs the protein content of pollen grains: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? — Ecol. Monogr. **70**: 617-643.

ROZE D. & N.H. BARTON (2006): The Hill-Robertson effect and the evolution of recombination. — Genetics **173**: 1793-1811.

ROZEN J.G. Jr. (1984): Nesting biology of Diaphaglossine bees (Hymenoptera, Colletidae). — Amer. Mus. Nov. **2786**: 1-33.

ROZEN J.G. (2003): Eggs, ovariole number, and modes of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). — Amer. Mus. Nov. **3413**/1: 1-36.

ROZEN J.G. & St.L. BUCHMANN (1990): Nesting biology and immature stages of the bees *Centris caesalpiniae*, *C. pallida*, and the Cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). — Amer. Mus. Nov. **2985**: 1-30.

SACKTOR B. (1976): Biochemical adaptations for flight in the insect. — Biochem. Soc. Symp. **41**: 111-131.

SAKAGAMI S.F. & M. MUNAKATA (1972): Distribution and bionomics of a transpalearctic eusocial halictine bee, *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *calceatum* in northern Japan with notes on its solitary life cycle at high altitude. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Der. VI Zool. **18**: 411-439.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

SALVADOR A. & M.A. SAVAGEAU (2006): Evolution of enzymes in a series is driven by dissimilar functional demands. — Proc. Natl. Acad. Sci. **103**: 2226-2231.

SAVARD J., TAUTZ D., RICHARDS S., WEINSTOCK G.M., GIBBS R.A., WERREN J.H., TETTELIN H. & M.J. LERCHER (2006): Phylogenomic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects. — Genome Res. **16**: 1334-1338.

SCHIESTL F.P. (2005): On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. — Naturwiss. **92**: 255-264.

SCHMID-EGGER Ch. (1998): *Megachile lapponica* THOMSON, 1872 in Süddeutschland und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae). — Bembix **11**: 19-22.

SCHMID-EGGER Ch. & S. PATINY (1997): Anmerkungen zur *Andrena pilipes*-Gruppe (=*carbonaria* auct.). — Bembix **8**: 37-42.

SCHMID-EGGER Ch. & E. SCHEUCHL (1997): Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs unter Berücksichtigung der Arten der Schweiz. Band III: Andrenidae. — Eigenverl. Velden/Vils: 1-180.

SCHMIDT K. & P. WESTRICH (1993): *Colletes hederae* n.sp., eine bisher unerkannte, auf Efeu (*Hedera*) spezialisierte Bienenart (Hymenoptera, Apoidea). — Ent. Z. **103**: 89-93.

SCHMITT U., LÜBKE G. & W. FRANKE (1991): Tarsal secretion marks food sources in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). — Chemoecology **2**: 35-40.

SCHONHOVEN L.M., JERMY T. & J.J.A. VAN LOON (1998): Insect-plant biology: from physiology to evolution. — Chapman & Hall, London: 1-409.

SCHULER M.A. (1996): The role of cytochrom P450 monooxygenases in plant-insect interactions. — Plant Physiol. **112**: 1411-1419.

SCHWARZ M., GUSENLEITNER F. & K. MAZZUCCO (1999): Weitere Angaben zur Bienenfauna Österreichs. Vorstudie zu einer Gesamtbearbeitung der Bienen Österreichs III (Hymenoptera, Apidae). — Entomofauna **20**: 461-524.

SCHWARZ M., GUSENLEITNER F. & T. KOPF (2005): Weitere Angaben zur Bienenfauna Österreichs sowie Beschreibung einer neuen *Osmia*-Art. Vorstudie zu einer Gesamtbearbeitung der Bienen Österreichs VIII (Hymenoptera, Apidae). — Entomofauna **26**: 117-164.

SEIDELMANN K. (2006): Open-cell parasitism shapes maternal investment patterns in the Red Mason bee *Osmia rufa*. — Behav. Ecol. **17**: 839-848.

SHAFFER M.L. (1981): Minimum population sizes for species conservation. — BioScience **31**: 131-134.

SIMMONS L.W., ALCOCK J. & A. REEDER (2003): The role of cuticular hydrocarbons in male attraction and repulsion by female Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni*. — Anim. Behav. **66**: 677-685.

SIPES S.D. & V.J. TEPEDINO (2005): Pollen-host specifity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). — Biol. J. Linnean Soc. **86**: 487-505.

SMITH B.H. (1987): Effects of genealogical relationships and colony age on the dominance hierarchy in the primitively eusocial bee *Lasioglossum zephyrum*. — Anim. Behav. **35**: 211-217.

SNYDER T.P. (1974): Lack of allozym variability in three bee species. — Evolution **28**: 687-689.

SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ENDRESS P.K. & M.W. CHASE (2005): Phylogeny and evolution of Angiosperms. — Sinauer Assoc.: 1-370.

SOUCY S.L. & B.N. DANFORTH (2002): Phylogeography of the socially polymorphic sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). — Evolution **56**: 330-341.

STABENTHEINER A. & H. RÖMER (1999): Temperatur- und Feuchterezeption. — In: DETTNER K. & W. PETERS (Hrsg.), Lehrbuch der Entomologie. Gustav Fischer Verl. Stuttgart-Lübeck-Jena-Ulm, Kap. 11: 298-302.

STAHLHUT J.K. & D.P. COWAN (2004): Single-locus complementary sex determination in the inbreeding wasp *Euodynerus foraminatus* SAUSSURE (Hymenoptera: Vespidae). — Heredity **92**: 189-196.

STAPLES J.F., KOEN E.L. & T.M. LAVERTY (2004): „Futile cycle" enzymes in the flight muscles of North American bumblebees. — J. Exp. Biol. **207**: 749-754.

STARKS P.T. & H.K. REEVE (1999): Condition-based alternative reproductive tactics in the wool-carder bee, *Anthidium manicatum*. — Ethol. Ecol. Evol. **11**: 71-75.

STEFFAN-DEWENTER I., POTTS S.G. & L. PACKER (2006): Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. — Trends Ecol. Evol. **20**: 651-653.

STONE G.N. (1994): Patterns of evolution of warm-up rates and body temperatures in-flight in solitary bees of the genus *Anthophora*. — Funct. Ecol. **8**: 324-335.

STONE G.N., LODER P.M.J. & T.M. BLACKBURN (1995): Foraging and courtship behaviour in males of the solitary bee *Anthophora plumipes* (Hymenoptera: Anthophoridae). — Ecol. Entomol. **20**: 169-183.

STONE G.N., GILBERT F., WILLMER P., POTTS S., SEMIDA F. & S. ZALAT (1999): Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. — Ecol. Entomol. **24**: 208-221.

STONE G.N. & P.G. WILLMER (1989): Warm-up rates and body temperatures in bees: The importance of body size, thermal regime and phylogeny. — J. Exp. Biol. **147**: 303-328.

STOUTHAMER R., LUCK R.F. & W.D. HAMILTON (1990): Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera/Trichogrammatidae) to revert to sex. — Proc. Natl. Acad. Sci. **87**: 2424-2427.

STOUTHAMER R., BREEUWER J.A.J. & G.D.D. HURST (1999): *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. — Annu. Rev. Microbiol. **53**: 71-102.

STROHM E. & A. BORDON-HAUSER (2003): Advantages and disadvantages of large colony size in a halictid bee: the queen's perspective. — Behav. Ecol. **14**: 546-553.

SUAREZ R.K., DARVEAU Ch.-A., WELCH K.C. Jr., O'BRIEN D.M., ROUBIK D.W. & P.W. HOCHACHKA (2005): Energy metabolism in orchid bee flight muscles: Carbohydrate fuels all. — J. Exp. Biol. **208**: 3573-3579.

SUAREZ R.K., LIGHTON J.R.B., BROWN G.S. & O. MATHIEU-COSTELLO (1991): Mitochondrial respiration in hummingbird flight muscles. — Proc. Natl. Acad. Sci. **88**: 4870-4873.

SUAREZ R.K., LIGHTON J.R.B., JOOS B., ROBERTS S.P. & J.F. HARRISON (1996): Energy metabolism, enzymatic flux capacities, and metabolic flux rates in flying honeybees. — Proc. Natl. Acad. Sci. **93**: 12616-12620.

SUAREZ R.K., STAPLES J.F., LIGHTON J.R.B. & O. MATHIEU-COSTELLO (2000): Mitochondrial function in flying honeybees (*Apis mellifera*): Respiratory chain enzymes and electron flow

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

from complex III to oxygen. — J. Exp. Biol. **203**: 905-911.

SUAREZ R.K., STAPLES J.F., LIGHTON J.R.B. & T.G. WEST (1997): Relationships between enzymatic flux capacities and metabolic flux rates: Nonequilibrium reactions in muscle glycolysis. — Proc. Natl. Acad. Sci. **94**: 7065-7069.

SWINDELL W.R. & J.L. BOUZAT (2006a): Selection and inbreeding depression: effects of inbreeding rate and inbreeding environment. — Evolution **60**: 1014-1022.

SWINDELL W.R. & J.L. BOUZAT (2006b): Ancestral inbreeding reduces the magnitude of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. — Evolution **60**: 762-767.

TAUTZ D. (2004): Phylogeography and patterns of incipient speciation. — In: DIECKMANN U., DOEBELI M., METZ J.A. J. & D. TAUTZ (Eds), Adaptive speciation. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 305-321.

TAUTZ J., MAIER S., GROH C., RÖSSLER W. & A. BROCKMANN (2003): Behavioral performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their pupal development. — Proc. Natl. Acad. Sci. **100**: 7343-7347.

TENGÖ J. & G. BERGSTRÖM (1976): Odor correspondence between *Melitta* females and males of their nest parasite *Nomada flavopicta* K. — J. Chem. Ecol. **2**: 57-65.

TENGÖ J. & G. BERGSTRÖM (1977): Cleptoparasitism and odor mimetism in bees: Do *Nomada* males imitate the odor of *Andrena* females? — Science **196**: 1117-1119.

THE HONEYBEE GENOME SEQUENCING CONSORTIUM (2006): Insigths into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. — Nature **443**: 931-949.

THOMSON J.D., MADDISON W.P. & R.C. PLOWRIGHT (1982): Behavior of bumblebee pollinators of *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). — Oecologia **54**: 326-336.

THOMSON J.D., SLATKIN M. & B.A. THOMSON (1997): Trapline foraging by bumble bees. II. Definition and detection from sequence data. — Behav. Ecol. **8**: 199-210.

THORNE J.L. & H. KISHINO (2005): Estimation of divergence times from molecular sequence data. — In: NIELSEN R. (Ed.), Statistical methods in molecular evolution. Springer-Verl. New York: 233-256.

THORP R.W. (1979): Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. — Ann. Missouri Bot. Gard. **66**: 788-812.

THORP R.W. (2000): The collection of pollen by bees. — Plant Syst. Evol. **222**: 211-223.

TORCHIO P.F. (1972): *Sapyga pumila* CRESSON, a parasite of *Megachile rotundata* (F.) (Hymenoptera: Sapygidae, Megachilidae). I. Description and immature stages. — Melanderia **10**: 1-22.

TORCHIO P.F. & J. BOSCH (1992): Biology of Tricrania stansburyi, a meloid beetle cleptoparasite of the bee *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). — Ann. Entomol. Soc. Amer. **85**: 713-721.

TRENT C., CROSBY C. & J. EAVEY (2006): Additional evidence for the genomic imprinting model of sex determination in the haplodiploid wasp *Nasonia vitripennis*: isolation of biparental diploid males after X-ray mutagenesis. — Heredity **96**: 368-376.

TUCKER K.W. (1958): Automictic parthenogenesis in the honeybee. — Genetics **43**: 299-316.

TURELLI M., BARTON N.H. & J.A. COYNE (2001): Theory and speciation. — Trends Ecol. Evol. **16**: 330-343.

ULBRICH K. & K. SEIDELMANN (2001): Modeling population dynamics of solitary bees in relation to habitat quality. — Web Ecol. **2**: 57-64.

UNRUH T.R. & R.H. MESSING (1993): Intraspecific biodiversity in Hymenoptera: implications for conservation and biological control. — In: LA SALLE J. & I.D. GAULD (Eds), Hymenoptera and Biodiversity. CAB Int., Oxon-New York: 27-52.

VAN DOORN G.S., DIECKMANN U. & F.J. WEISSING (2004): Sympatric speciation by sexual selection: a critical evaluation. — Amer. Naturalist **163**: 709-725.

VAN WILGENBURG E., DRIESSEN G. & L.W. BEUKEBOOM (2006): Single locus complementary sex determination in Hymenoptera: an "unintelligent" design? — Frontiers Zool. **3**, art. nr. 1: 1-15.

VÁSQUEZ D.P. & M.A. AIZEN (2004): Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. — Ecology **85**: 1251-1257.

VEREECKEN N.J., MANT J. & F.P. SCHIESTL (2007): Population differentiation in female sex pheromone and male preferences in a solitary bee. — Behav. Ecol. Sociobiol. **61**: 811-821.

VEREECKEN N., TOFFIN E., GOSSELIN M. & D. MICHEZ (2006): Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles sauvages psammophiles d'intérêt en Wallonie. 1. Observations printanières. — Parc et Réserves **61**: 8-13.

VERHOEFF P.M.F. (1943): Opmerkingen over Hymenoptera aculeata. — Tijdschr. Ent. **86**: 39-42.

VIA S. (2001): Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. — Trends Ecol. Evol. **16**: 381-390.

VIA S. (2002): The ecological genetics of speciation. — Amer. Nat. **159** (Suppl.): S1-S7.

VIEIRA DE JESUS B.M. & C.A. GARÓFALO (2000): Nesting behaviour of *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (FABRICIUS) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). — Apidologie **31**: 503-515.

VOGEL S. (1974): Ölblumen und ölsammelnde Bienen. — Tropische und subtropische Pflanzenwelt (Mainz) **7**: 1-267.

VOGEL S. (1976): *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. — Naturwiss. **63**: 44-45.

VOGEL S. (1984): The *Diascia* flower and its bee – an oil-based symbiosis in southern Africa. — Acta Bot. Neerland. **33**: 509-518.

VOGEL S. (1986): Ölblumen und ölsammelnde Bienen, zweite Folge. — Tropische und subtropische Pflanzenwelt (Mainz) **54**: 1-168.

WADE M.J. (2001): Maternal effect genes and the evolution of sociality in haplodiploid organisms. — Evolution **55**: 844-858.

WARD S.A. & P.F. KUKUK (1998): Context-dependent behavior and the benefits of communal nesting. — Amer. Nat. **152**: 249-263.

WARNCKE K. (1967): Beitrag zur Klärung paläarktischer *Andrena*-Arten (Hym. Apidae). — Eos **43**: 171-318.

WARNCKE K. (1976): Zur Systematik und Verbreitung der Bienengattung *Nomia* LATR. In der Westpaläarktis und dem turkestanischen Becken (Hymenoptera, Apoidea). — Reichenbachia **16**: 93-120.

WASER N.M. & J. OLLERTON (2006): Plant-Pollinator Interactions. From Specialization to Generalization. — Univ. Chicago Press, Chicago-London: 1-445.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

WATT W.B. (1977): Adaptation at specific loci: Natural selection on phosphoglucose isomerase of *Colias* butterflies: biochemical and population aspects. — Genetics **87**: 177-194.

WCISLO W.T. (1987): The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). — Biol. Rev. **62**: 515-543.

WCISLO W.T. (1990): Olfactory cues in nest recognition by solitary bees (*Lasioglossum figueresi*; Halictidae) as a preadaptation for the evolution of kin associations. — In: VEERESH G.K., MALLIK B. & C.A. VIRAKTAMATH (Eds), Social Insects and the Environment. Oxford & IBH Publ. Co., New Delhi: 412-413.

WCISLO W.T. (1992): Nest localization and recognition in a solitary bee, *Lasioglossum* (*Dialictus*) *figueresi* WCISLO (Hymenoptera: Halictidae), in relation to sociality. — Ethology **92**: 108-123.

WCISLO W.T. (1996): Parasitism rates in relation to nest site in bees and wasps (Hymenoptera: Apoidea). — J. Insect Behav. **9**: 643-656.

WCISLO W.T. (1999): Transvestism hypothesis: A cross-sex source of morphological variation for the evolution of parasitism among sweat bees (Hymenoptera: Halictidae). — Ann. Ent. Soc. Amer. **92**: 239-242.

WCISLO W.T. & S.L. BUCHMANN (1995): Mating behaviour in the bees, *Dieunomia heteropoda* and *Nomia tetrazonata*, with a review of courtship in Nomiinae. — J. Nat. Hist. **29**: 1015-1027.

WCISLO W.T. & J.H. CANE (1996): Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. — Annu. Rev. Entomol. **41**: 257-286.

WCISLO W.T., GONZALEZ V.H. & L. ARNESON (2004): A review of deviant phenotypes in bees in relation to brood parasitism, and a gynandromorph of *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). — J. Nat. Hist. **38**: 1443-1457.

WCISLO W.T., WEST-EBERHARD M.J. & W.G. EBERHARD (1988): Natural history and bahavior of a primitively social wasp, *Auplopus semialatus*, and ist parasite, *Irenangelus eberhardi* (Hymenoptera: Pompilidae). — J. Insect Behav. **1**: 247-260.

WCISLO W.T., MINCKLEY R.L., LESCHEN R.A.B. & S. REYES (1994): Rates of parasitism by natural enemies of a solitary bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera, Coleoptera and Diptera) in relation to phenologies. — Sociobiology **23** (3): 265-274.

WCISLO W. T., ARNESON L., ROESCH K., GONZALEZ V., SMITH A. & H. FERNANDEZ (2004): The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoriana* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies? — Biol. J. Linnean Soc. **83**: 377-387.

WERREN J.H. (1993): The evolution of inbreeding in haplodiploid organisms. — In: WILMSEN THORNHILL N. (Ed.), The natural history of inbreeding and outbreeding. Univ. Chicago Press, Chicago: 42-59.

WEST-EBERHARD M.J. (1986): Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (a review). — Proc. Natl. Acad. Sci. **83**: 1388-1392.

WEST-EBERHARD M.J. (1989): Phenotypic plasticity and the origins of diversity. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **20**: 249-278.

WEST-EBERHARD M.J. (2003): Developmental plasticity and evolution. — Oxford Univ. Press Oxford New York: 1-794.

WEST-EBERHARD M.J. (2005): Developmental plasticity and the origin of species differences. — Proc. Natl. Acad. Sci. **102**, suppl. **1**: 6543-6549.

WESTERKAMP C. (1996): Pollen in bee-flower relations – Some considerations in melittophily. — Bot. Acta **109**: 325-332.

WESTRICH P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs Teil I und II. — Verl. Eugen Ulmer, Stuttgart: 1-972.

WESTRICH P. (1996): Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. — In: MATHESON A., BUCHMANN St.L., O´TOOLE Ch., WESTRICH P. & I.H. WILLIAMS (Eds), The conservation of bees, Linnean Symp. Ser. **18**. Acad. Press London-San Diego-New York-Boston- Sydney-Tokyo-Toronto: 1-16.

WESTRICH P. & F. AMIET (1996): Der taxonomische Status von *Colletes sierrensis* FREY-GESSNER 1901 mit Beschreibung des noch unbekannten Männchens (Hymenoptera, Apidae). — Linzer biol. Beitr. **28** (2): 1161-1167.

WHEAT Ch.W., WATT W.B., POLLOCK, D.D. & P.M. SCHULTE (2006): From DNA to fitness differences: sequences and structures of adaptive variants of *Colias* phosphoglucose isomerase (PGI). — Mol. Biol. Evol. **23**: 499-512.

WHITING P.W. (1943): Multiple alleles in complementary sex determination of *Habrobracon*. — Genetics **28**: 365-382.

WHITLOCK M.C. & N.H. BARTON (1997): The effective size of a subdivided population. — Genetics **1346**: 427-441.

WILKINS A.S. (1995): Moving up the hierarchy: a hypothesis on the evolution of a genetic sex determination pathway. — BioEssays **17**: 71-77.

WILLI Y., van BUSKIRK J. & A.A. HOFFMANN (2006): Limits to the adaptive potential of small populations. — Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. **37**: 433-458.

WILLMANN R. (2003): Phylogenese und System der Insecta. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie 2. Aufl. Bd. I, Teil 5 Insecta. Spektrum-Verl. Heidelberg-Berlin: 1-65.

WILLMER P.G. (1991): Constraints on foraging by solitary bees. — In: GOODMAN L.J. & R.S. FISCHER (Eds), The behaviour and physiology of bees. — CAB Int., Wallingford.

WILLMER P.G. (1993): Thermal constraints on activity patterns in nectar-feeding insects. — Ecol. Entomol. **8**: 455-469.

WILSON E.O. (1971): The insect societies. Belknap Press Cambridge-London: 1-548.

WILSON E.O. (1990): Success and dominance in ecosystems: The case of the social insects. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe: 1-104.

WITTMANN D. & C. SCHLINDWEIN (1997): Micro-foraging routes of *Bicolletes pampeana* (Colletidae) and bee-induced pollen presentation in *Cajophora arechavoletae* (Losaceae). — Bot. Acta **110**: 177-183.

WONG B.B. M. & F.P. SCHIESTL (2002): How an orchid harms its pollinator. — Proc. R. Soc. **B 269**: 1529-1532.

WRIGHT G.A., SKINNER B.D. & B.H. SMITH (2002): Ability of honeybee, *Apis mellifera*, to detect and discriminate odors of varieties of canola (*Brassica rapa* and *B. napus*) and snapdragon flowers (*Antirrhinum majus*). — J. Chem. Ecol. **28**: 721-740.

WU Z., HOPPER K.R., ODE P.J., FUESTER R.W., TUDA M. & G.E. HEIMPEL (2005): Single-locus complementary sex determination absent in *Heterospilus prosopidis* (Hymenoptera: Braconidae). — Heredity **95**: 228-234.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

WUELLNER C.T. (1999): Alternative reproductive strategies of a gregarious ground-nesting bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera: Halictidae). — J. Insect Behav. **12**: 845-863.

WYMAN L.M. & M.H. RICHARDS (2003): Colony social organization of *Lasioglossum malachurum* KIRBY (Hymenoptera, Halictidae) in southern Greece. — Insect. Soc. **50**: 1-12.

YANEGA D. (1988): Social plasticity and early diapausing females in a primitively social bee. — Proc. Natl. Acad. Sci. **85**: 4374-4377.

YOCUM G.D., KEMP W.P., BOSCH J. & J.N. KNOBLETT (2005): Temporal variation in overwintering gene expression and respiration in the solitary bee *Megachile rotundata*. — J. Insect Physiol. **51**: 621-629.

ZAYED A. & L. PACKER (2005): Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. — Proc. Natl. Acad. Sci. **102**: 10742-10746.

ZAYED A., ROUBIK D.W. & L. PACKER (2004): Use of diploid male frequency data as an indicator of pollinator decline. — Proc. R. Soc. London **B 271**: S9-S12.

ZDOBNOV E.M. (2006): Quantification of insect genome divergence. — Trends Genet. **23**: 16-20.

ZDOBNOV E. M., von MERING CH., LETUNIC I. & P. BORK (2005): Consistency of genome-based methods in measuring Metazoan evolution. — FEBS Lett. **579**: 3355-3361.

ZETTEL H., HÖLZLER G. & K. MAZZUCCO (2002): Anmerkungen zu rezenten Vorkommen und Arealerweiterungen ausgewählter Wildbienen-Arten (Hymenoptera: Apidae) in Wien, Niederösterreich und dem Burgenland (Österreich). — Beitr. Entomofaunistik **3**: 33-58.

ZHANG S., BOCK F., SI A., TAUTZ J. & M.V. SRINIVASAN (2005): Visual working memory in decision making by honey bees. — Proc. Natl. Acad. Sci. **102**: 5250-5255.

ZHANG S., SCHWARZ S., PAHL M., ZHU H. & J. TAUTZ (2006): Honeybee memory: a honeybee knows what to do and when. — J. Exp. Biol. **209**: 4420-4428.

ZUCKERKANDL E. & L. PAULING (1965): Molecules as documents of evolutionary history. — J. Theor. Biol. **8**: 357-366.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Karl MAZZUCCO
Schweizertalstraße 31 A
1130 Wien
Austria
E-Mail: karl.mazzucco@meduniwien.ac.at

Dr. Rupert MAZZUCCO
Evolution and Ecology Program
IIASA – Institute for Applied Systems Analysis
Schlossplatz 1
2361 Laxenburg
Austria
E-Mail: mazzucco@iiasa.ac.at

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

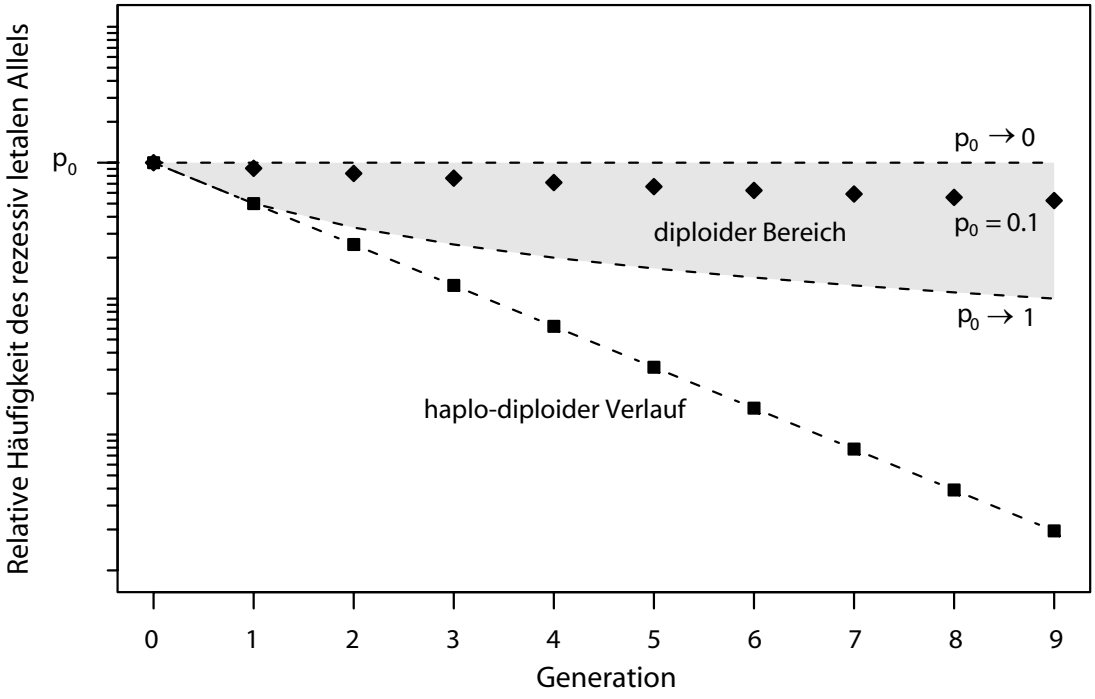

Abb. 1: Relative Häufigkeit eines rezessiv letalen Allels in der Population fortpflanzungsfähiger Weibchen. Im rein diploiden Fall hängt der Abfall von p_0 ab. Im haplo-diploiden Fall stellt sich der Verlauf in der semilogarithmischen Auftragung als Gerade dar.

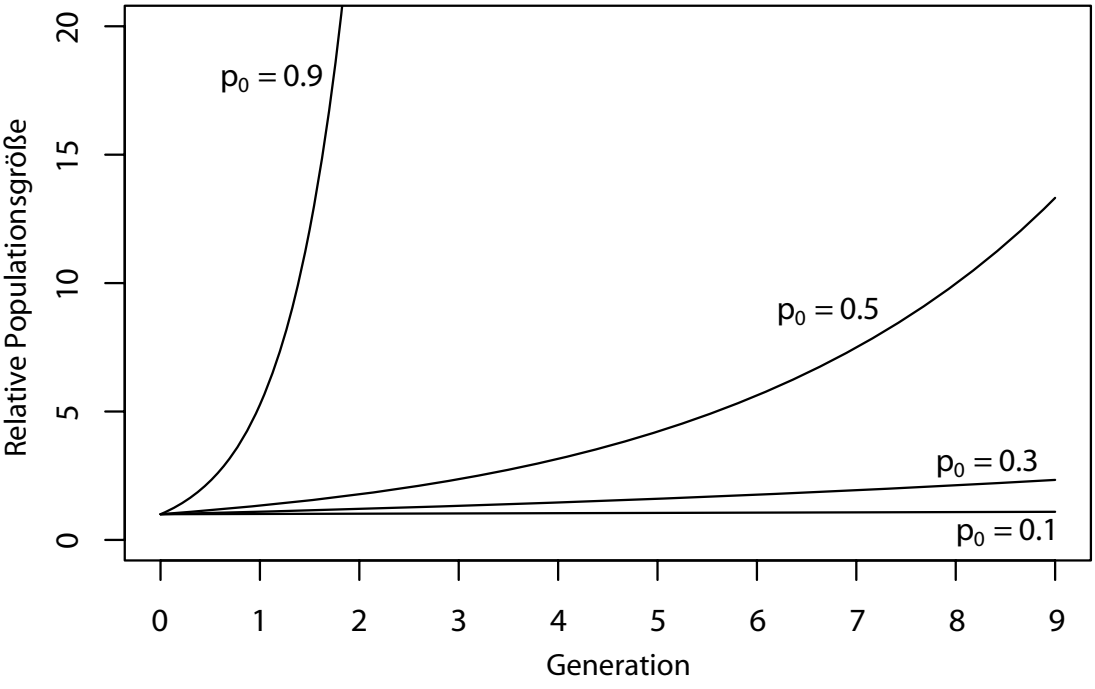

Abb. 2: Verhältnis der Populationsgrößen fortpflanzungsfähiger Weibchen zwischen einer sich haplodiploid und einer sich rein diploid fortpflanzenden Population gleicher Ausgangsgröße. Bei großer Ausgangshäufigkeit p_0 des rezessiv letalen Allels bewirkt der ständige Verlust homozygoter -/- Weibchen aus der diploiden einen deutlich höheren Fortpflanzungserfolg der haplodiploiden Population.